LANE MEDICAL LIBRARY STANFORD OLD
F34 .A13
Lehrbuch der Physiologie in Vorlesungen
3
24503098366

E. Abderhalden

Lehrbuch der Physiologie

III. Teil

URBAN & SCHWARZENBERG
BERLIN-WIEN

LANE
MEDICAL LIBRARY
LEVI COOPER LANE FUND

Lehrbuch der Physiologie

III. Teil

Lehrbuch der Physiologie

In Vorlesungen.

Von

Emil Abderhalden
o. ö. Prof. und Direktor des physiologischen Institutes der Universität
Halle a. S.

III. Teil.
Sinnesfunktionen

Mit 304 teils mehrfarbigen Abbildungen im Texte und 20 meist mehrfarbigen Tafeln.

URBAN & SCHWARZENBERG
BERLIN N 24
Friedrichstraße 105 b.
1926
WIEN I
Mahlerstraße 4.

Alle Rechte, einschließlich des Rechtes der Übersetzung in die russische Sprache vorbehalten.

Printed in Austria.
Copyright 1926 by Urban & Schwarzenberg, Berlin.

A15
1, 3
1926

Vorwort.

Der vorliegende Band umfaßt die einzelnen Sinneseinrichtungen in ihrer Gesamtheit, d. h. es sind die Reizaufnahmestellen — die Sinnesorgane —, die zugehörigen Leitungsbahnen und Zentren als morphologische und funktionelle Einheiten dargestellt. Die Schilderung des Baues und der Leistungen der einzelnen Sinnesapparate stützt sich im Wesentlichen auf am Menschen gemachte Beobachtungen.

Es verbleibt nun noch, in einem vierten und letzten Bande Organisation und Leistungen der der Bewegung dienenden Einrichtungen darzustellen, d. h. die motorischen Funktionen des Zentralnervensystems, die zugehörigen Leitungsbahnen und die Leistungen der Erfolgsorgane, nämlich der Muskulatur, nebst ihren besonderen Eigenschaften zu besprechen. Endlich wünschen wir noch jene Anteile des Organismus in ihren Funktionen kennen zu lernen, an denen die Muskeln ihre Wirkung entfalten. Es sind dies die Einzelteile des Skelettes. Es ist dann der Grund gelegt, um einen Überblick über zahlreiche, ineinander greifende, zu Gesamtleistungen führende Einzelfunktionen geben zu können und insbesondere die Frage nach Einzel- und Gesamtfunktionen von Anteilen des Zentralnervensystems im Zusammenhang zu betrachten.

Halle a./S., im März 1926.

Emil Abderhalden.

67093

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Vorlesung 1.

Allgemeines über die Funktionen der Sinnesorgane und der mit ihnen verknüpften Anteile des Nervensystems. Empfindungen. Erinnerungen. Gefühle. Psyche 1

Vorlesung 2.

Erscheinungen, die allen Sinnen zukommen. Schwellenreiz. Unterschiedsschwelle. Die *Weber*sche Regel. Bedeutung des Zustandes des Sinnesepithels für dessen Erregbarkeit (Adaptation). Exzentrische Projektion der Empfindungen bzw. Wahrnehmungen 21

Vorlesung 3.

Lichtsinn und Lichtempfindungen. Bau und Funktionen des Auges und seiner Hilfsorgane 38

Vorlesung 4.

Lichtsinn und Lichtempfindungen (Fortsetzung). Das Auge als dioptrischer Apparat 64

Vorlesung 5.

Lichtsinn und Lichtempfindungen (Fortsetzung). Vorrichtungen zur Regulierung des Lichteinfalls (Funktionen der Iris) und zur Einstellung des Auges auf Gegenstände verschiedener Entfernung vom Auge (Akkommodation). Refraktion des Auges. Ametropien 94

Vorlesung 6.

Lichtsinn und Lichtempfindungen (Fortsetzung). Die Funktionen der Netzhaut. Nachweis der den Lichtreiz aufnehmenden Netzhautelemente. Objektiv wahrnehmbare Veränderungen in der Netzhaut, die in Zusammenhang mit dem Lichteinfall stehen 122

Vorlesung 7.

Lichtsinn und Lichtempfindungen (Fortsetzung). Die Leistungen des hell- und dunkeladaptierten Auges. Farbenempfindungen. Erscheinungen des Kontrastes. Nachbilder. Gesichtsfeld 146

Vorlesung 8.

Lichtsinn und Lichtempfindungen (Fortsetzung). Die Qualität der Lichtempfindungen. Theorie des Sehvorganges. Die besonderen Funktionen der Stäbchen- und Zapfensehzellen 178

Vorlesung 9.

Lichtsinn und Lichtempfindungen (Fortsetzung). Die Sehbahn und die Sehzentren . 203

Vorlesung 10.

Lichtsinn und Lichtempfindungen (Fortsetzung). Die Lehre von den identischen Netzhautstellen. Die Augenbewegungen 229

Seite

Vorlesung 11.

Lichtsinn und Lichtempfindungen (Fortsetzung). Innervation der Augenmuskeln . 260

Vorlesung 12.

Lichtsinn und Lichtempfindungen (Fortsetzung). Größen- und Entfernungsschätzung. Augenmaß und seine Täuschungen. Binokulare und monokulare Tiefenwahrnehmung. Wahrnehmung von Bewegungen. Scheinbewegungen 285

Vorlesung 13.

Schallsinn und Schallempfindungen. Der Bau des zur Aufnahme akustischer Reize eingerichteten Sinnesorganes mit seinen Hilfsapparaten 323

Vorlesung 14.

Schallsinn und Schallempfindungen (Fortsetzung). Der Bau des inneren Ohres. Die Hörbahn und die kortikalen Hörzentren. Die beim Sprechen, Lesen und Schreiben in Betracht kommenden Zentren und Leitungsbahnen 345

Vorlesung 15.

Schallsinn und Schallempfindungen (Fortsetzung). Die Leistungen des Hörapparates. Theorien des Hörvorganges 378

Vorlesung 16.

Die Funktionen jener Einrichtungen, die der Stimm- und Sprachgebung dienen . 410

Vorlesung 17.

Geruchssinn und Geruchsempfindungen 446

Vorlesung 18.

Geschmackssinn und Geschmacksempfindungen 471

Vorlesung 19.

Temperatursinn und Temperaturempfindungen 493

Vorlesung 20.

„Schmerzsinn“, „Schmerzempfindung“ und Schmerzgefühl 514

Vorlesung 21.

Reizaufnahmestellen, für die mechanische Einflüsse den adäquaten Reiz darstellen und die von ihnen auslösbaren Empfindungen und Gefühle 536

Vorlesung 22.

Reizaufnahmestellen, für die mechanische Einflüsse den adäquaten Reiz darstellen und die von ihnen auslösbaren Empfindungen und Gefühle (Fortsetzung). Die zugehörigen Leitungsbahnen und Zentren. Folgen teilweisen oder vollständigen Ausfalls von Funktionen der dem Drucksinn und dem Druckgefühlssinn zugehörigen Einrichtungen. Beobachtungen über Täuschungen 563

Vorlesung 23.

Bau und Funktionen der im Labyrinth eingeschlossenen Sinnesorgane. Von den Cristae staticae aus eingeleitete Vorgänge. Das Schwindelgefühl 584

Vorlesung 24.

Funktionen der im Labyrinth eingeschlossenen Sinnesorgane (Fortsetzung). Von den Maculae staticae aus eingeleitete Vorgänge. Reflexe, welche die Augen-, Kopf- und Körperstellung beherrschen 613

Sachregister 637

Druckfehlerberichtigung 650

Vorlesung 1.

Allgemeines über die Funktionen der Sinnesorgane und der mit ihnen verknüpften Anteile des Nervensystems. Empfindungen, Erinnerungen, Gefühle, Psyche.

Bei der Besprechung der Funktionen des sympathischen und parasympathischen Nervensystems und derjenigen der von beiden Nervenbahnen innervierten Organe sind wir unausgesetzt auf Reflexvorgänge gestoßen. Wir haben erkannt, daß sie im Dienste einer Regulation von Zellvorgängen stehen, die einerseits die einzelne Zelle betreffen und andererseits für den gesamten Organismus bedeutungsvoll sind. Selbstregulationen beherrschen unseren gesamten Stoffwechsel. Bald wird an Ort und Stelle, nachdem ein bestimmter Stoffwechselvorgang eingeleitet ist, seine Fortsetzung in bestimmter Richtung durch die sich bildenden Produkte geregelt, indem fortwährend Bedingungen geschaffen werden, die den chemischen Umsetzungen den Weg weisen. Zugleich vollziehen sich beständig automatisch Ausgleichsreaktionen, die verhindern, daß sich Zustände herausbilden, die der Weiterführung all der zahlreichen in einander eingreifenden Zellfunktionen hinderlich sein könnten. Es werden der osmotische Druck, die Wasserstoffionenkonzentration, der Zustand der kolloiden Teilchen mit all ihren besonderen Eigenschaften, Ionengleichgewichte usw. innerhalb enger Grenzen festgehalten. Nie schwingt das Pendel über ein gewisses Maß hinaus! Unausgesetzt vollziehen sich Gleichgewichtsstörungen, jedoch überschreiten sie unter normalen Verhältnissen gewisse Grenzen nicht. Haben wir so im Kleinen unausgesetzt Ausgleichsreaktionen, bei denen an Ort und Stelle ohne Vermittlung von Nervenbahnen Zellvorgänge fortlaufend in bestimmten Bahnen gehalten werden, so haben wir für die Zusammenarbeit der Zellen des gesamten Organismus sie alle verbindende Einrichtungen in Gestalt von Nervenbahnen und Inkretstoffen, wobei diese zum Teil in innigster Wechselbeziehung zu einander ihre Wirkung entfalten. Jede Zelle ist in gewissem Sinne selbständig und doch wiederum in eine Gesamtheit von Zellen hineingestellt, deren Zusammenarbeit allein ermöglicht, daß der Gesamtstoffwechsel in qualitativer und insbesondere quantitativer Weise geregelt abläuft. Ein außerordentlich feines Wechselspiel von Reizen und ihren Folgen verknüpft die verschiedenartigen Organe mit ihren besonderen Funktionen zu einer Einheit und läßt die Summe von ungezählten Einzelfunktionen zu einem harmonischen Gesamtergebnis ausklingen.

Die Bedeutung der Reflexe, d. h. der in unserem Organismus ohne direkte Beteiligung des Bewußtseins — Empfindung und willkürliche

Reaktion (Handlung) — sich vollziehenden Vorgänge, wobei immer an einer Stelle des Körpers ein Reiz einwirkt, durch den eine Erregung zur Auslösung kommt, die innerhalb der sich an die gereizte Körperstelle anschließenden Nervenbahn zentripetal geleitet und im Rückenmark oder in höher gelegenen, zentraleren Teilen des Nervensystems auf eine motorische Bahn übertragen wird, ist eine viel umfassendere, als wir das eben erwähnt haben. Es sei z. B. daran erinnert, daß wir verschiedentlich Reflexe als Schutzeinrichtungen erkannt haben. So sahen wir z. B., daß der Husten- und Niesreflex[1]), die Abgabe von Speichel nach Auftragung von Säuren oder Alkalien auf die Mundschleimhaut (Verdünnungsspeichel)[2]) im Dienste eines Schutzes stehen. Wir stießen ferner auf das gleiche Problem bei der Besprechung der Frage nach dem Vorhandensein von trophischen Nerven[3]). Wir erfuhren, daß nach Ausschaltung des das Auge versorgenden sensiblen Astes des Trigeminus dieses deshalb zugrunde geht, weil es seines Schutzes entbehrt. Weder kommt es bei Annäherung eines Gegenstandes zum Lidschluß, noch zum Ausweichen des Kopfes. Berührungen und Verletzungen der Cornea werden nicht wahrgenommen, weil der sensible Ast des Reflexbogens fehlt.

Wir werden auf die für unser ganzes Dasein so grundlegend wichtigen Reflexvorgänge noch eingehend zurückkommen und erfahren, daß nicht nur die motorischen Anteile des Sympathikus und Parasympathikus innig mit sensiblen (zentripetalen) Bahnen verknüpft sind, vielmehr trifft das in hervorragendem Maße auch für alle anderen motorischen Nervenbahnen zu. Man hat von einer Sensomotilität gesprochen[4]), um eindringlich zum Ausdruck zu bringen, wie innig verbunden die gesamten motorischen Leistungen mit den Funktionen der sensiblen Bahnen und Zentren sind.

Bevor wir das Problem der Reflexvorgänge umfassend darstellen können, müssen wir die an ihrem Zustandekommen beteiligten Systeme genauer kennen lernen. Es interessiert uns die Aufnahmestelle für den Reiz, die anschließende Nervenbahn und ihr Verlauf, ihre Beziehung zu zentralen Anteilen des Nervensystems und vor allem die Art und Weise der Funktion aller genannten Einrichtungen. Ferner müssen wir die Beziehungen der eben erwähnten Bahn zum motorischen Anteil der Reflexbahn kennen lernen, und schließlich wollen wir ergründen, was dazu gehört, damit das sogenannte Erfolgsorgan qualitativ und quantitativ abgestuft bestimmte Erscheinungen zeigt: die Drüsenzelle se- oder inzerniert und der Muskel seinen Zustand verändert. Dazu kommt dann noch folgendes: Während wir nach unseren bisherigen Kenntnissen anzunehmen gezwungen sind, daß die vom sympathischen und parasympathischen Nervensystem abhängigen Funktionen direkt oder indirekt von Reflexvorgängen beherrscht werden, und eine unmittelbare Beeinflussung von solchen von seiten unseres Willens nicht möglich ist, haben wir beim sogenannten zerebrospinalen Nervensystem einerseits eine vollkommene Parallele mit Vorgängen in den erwähnten Nervensystemen — es ist das das Gebiet der Reflexe — und andererseits die Besonderheit, daß die gleichen Vorgänge und Erfolge, die reflektorisch zu erzielen sind, auch bewußt bzw. mit Willen — willkürlich — bewirkt werden können.

---

[1]) Physiologie II, Vorlesung 17. — [2]) Physiologie I. Vorlesung 4. — [3]) Physiologie II, Vorlesung 21. — [4]) *S. Exner:* Zbl. f. Physiol. **3**. 115 (1889); *Pflügers* Arch. **48**. 592 (1891).

Betrachten wir die Organsysteme und Zellarten, die wir bis jetzt in ihren Funktionen kennen gelernt haben, dann ergibt sich insofern eine gewisse Geschlossenheit, als diese abgesehen vom Eingreifen von Inkretstoffen und von lokalen Zustandsregulationen ihre Aufgaben in Abhängigkeit vom sympathischen und parasympathischen Nervensystem unter Vermittlung von Zentren des Zwischenhirns, der Medulla oblongata, des Rückenmarks und zum Teil der Peripherie erfüllen. Wir stießen jedoch wiederholt auf Funktionen, bei denen die genannten Nervensysteme in engster Weise mit solchen des zerebrospinalen Nervensystems zusammenwirken. Es sei an die Zusammenarbeit der den Verdauungsapparat und die Harnblase abschließenden glatten und quergestreiften Muskulatur erinnert[1]) und vor allem an den Ablauf der Atemphasen, der sich unter gewöhnlichen Verhältnissen in Anpassung an die gestellten Anforderungen ohne Mitwirkung des Bewußtseins mittels quergestreifter Muskulatur vollzieht[2]). Während wir nach dem jetzigen Stand unseres Wissens ganz allgemein alle vom sympathischen und parasympathischen Nervensystem aus geleiteten Funktionen als ohne direkte Anteilnahme unseres Bewußtseins verlaufend bezeichnen und so charakterisieren können, vermögen wir nicht ohne weiteres die quergestreifte Muskulatur — wobei der Herzmuskel auszunehmen ist[3]) — und die zugehörige Innervation in eine scharf abgegrenzte Sonderstellung zu jener zu stellen, die die glatte Muskulatur und Drüsenzellen beherrscht. Je weiter unsere Kenntnisse über die morphologischen und funktionellen Grundlagen des sympathischen und parasympathischen Nervensystems fortschreiten, um so mehr erkennen wir die enge Zusammengehörigkeit aller Anteile des Nervengewebes. Die Sonderstellung der genannten Systeme, die allgemeine und durchgreifende Bedeutung zu haben schien, verliert an Schärfe, wenn wir von allgemeineren Gesichtspunkten aus das gesamte Gebiet der Reflexvorgänge betrachten. Es bleibt in erster Linie die Eigentümlichkeit des Vorhandenseins einer Unterbrechung der sympathischen und parasympathischen Bahnen in der Peripherie durch Einschaltung einer Nervenzelle[4]), während die sogenannten zerebralen und spinalen Nervenbahnen eine solche nicht besitzen. In den Funktionen selbst — Aufnahme und Überleitung von Erregungen — werden wohl alle in Frage kommenden Nervenbahnen im Prinzip gleiche Vorgänge aufweisen.

Wiederholt stießen wir bei der Betrachtung von Funktionen der unter der Herrschaft des sympathischen und parasympathischen Nervensystems stehenden Organe auf Einflüsse von Vorstellungskomplexen, die sich unter Vermittlung von Sinnesorganen in der Großhirnrinde festgelegt hatten. Es sei an die bedingten Reflexe erinnert[5]). Die Vorstellung einer Speise vermag allein schon Sekretionsvorgänge unter Vermittlung von Zentren und Bahnen hervorzurufen, die dem sympathischen und parasympathischen Nervensystem angehören. Noch eindringlicher wird uns der enge Zusammenhang von Einrichtungen, die bewußten Empfindungen und willkürlichen Handlungen dienen, mit den erwähnten Nervensystemen klar, wenn wir an die Entleerung von Enddarm und Harnblase denken[6]). Wir können die in Frage kommenden Muskeln scheinbar willkürlich in Tätigkeit

[1]) Physiologie I, Vorlesung 3 u. Physiologie II, Vorlesung 20. — [2]) Physiologie II, Vorlesung 17. — [3]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 6. — [4]) Physiologie II, Vorlesung 21. — [5]) Physiologie I, Vorlesung 4 und 5. — [6]) Physiologie I, Vorlesung 3 und Physiologie II, Vorlesung 20.

versetzen, obwohl dabei auch glatte Muskulatur in Betracht kommt. Wir kennen sogar Stellen der Großhirnrinde, von denen aus wir durch Reizung die betreffenden Vorgänge auslösen können. Man hat von einem kortikalen Blasenzentrum usw. gesprochen. Wir haben (vgl. Bd. II, S. 475) bereits hervorgehoben, daß einstweilen nicht bewiesen ist, daß eine direkte willkürliche Beeinflussung von glatter Muskulatur vorliegt, vielmehr dürfte — ähnlich wie bei den bedingten Reflexen — ein Vorstellungskomplex bestimmter, zusammenhängender Bewegungsvorgänge maßgebend für die Überleitung von Erregungen zu jenen Zentren sein, die mit dem sympathischen bzw. parasympathischen Nervensystem in direkter Beziehung stehen, wenn nicht gar durch willkürliche Innervation der in Betracht kommenden quergestreiften Muskulatur (Sphinkteren) ein Reiz ausgelöst wird, der den Anstoß zum Zustandekommen eines Reflexvorganges liefert, der eine Tonusveränderung bzw. Kontraktion der entsprechenden glatten Muskelfasern im Gefolge hat. Wir heben alle diese Beobachtungen einer engen Zusammenarbeit von kortikalem Nervengewebe mit jenem hervor, das dem sympathischen und parasympathischen Nervensystem hinzugerechnet wird, damit nicht der Eindruck aufkommen kann, als zerfiele der Organismus in ganz verschiedene Systeme, die nur ganz lose miteinander verknüpft sind. Wir können wohl eine ganze Reihe von Grundfunktionen, wie Drüsentätigkeit, Leistungen der gesamten glatten Muskulatur usw., die sich alle ohne unser Zutun — z. B. auch im Schlafe — vollziehen, für sich betrachten, und diesen all das entgegenstellen, was mittels Sinnesorganen uns bewußt werdende Beziehungen zur Außenwelt vermittelt und ferner willkürliche Handlungen ermöglicht; wir dürfen jedoch in keinem Augenblick außer acht lassen, daß zahlreiche Beziehungen zwischen den Funktionen aller Organe und insbesondere auch denjenigen der verschiedenen Nervensysteme bestehen.

Begeben wir uns nun zunächst zu jenen Vorgängen in unserem Nervensystem, die wir als Empfindungen[1]) bezeichnen, und die un-

[1]) Die Bezeichnung Empfindung wird hier ganz allgemein für Vorgänge verwendet, die von Sinnesorganen ausgehen und uns bewußt werden. Es ist absichtlich vermieden, von bewußten und unbewußten Empfindungen zu sprechen. Empfindung bedeutet an und für sich etwas Bewußtes. Sie wird als einfachster, nicht mehr weiter zerlegbarer Zustand unseres Bewußtseins definiert. Derartige, einfache Empfindungsvorgänge dürften jedoch nur in der allerersten Zeit der Übertragung von Sinnesreizen auf Sinneszentren, also in der ersten Zeit des Daseins nach der Geburt zustande kommen, d. h. zu einer Zeit, in der Bewußtseinsinhalt noch fehlt und eben erst gesammelt wird. Sobald jedoch von den verschiedensten Sinnesorganen her Empfindungen ausgelöst sind, kommt es sehr bald zu Kombinationen von solchen. Die Einzelempfindung macht sich nicht mehr in reiner Form geltend. Der Erfolg der Übertragung einer Erregung bestimmter Art auf ein Empfindungszentrum ist die Auslösung eines Empfindungskomplexes. So kommt es, daß soweit unsere Eigenbeobachtung reicht, wir ausschließlich auf Empfindungen stoßen, die komplexer Natur sind. So können wir nicht „einfach“ die Farbe rot empfinden, vielmehr verknüpfen wir ihre Empfindung mit jener irgend eines rot gefärbten Gebildes in der Außenwelt. Die Empfindung süß kombiniert sich mit jener, etwas im Munde zu haben, das süß schmeckt usw. Die Bezeichnung „Empfindung“ sollte streng genommen nur für solche zentralen Vorgänge Verwendung finden, mit denen eine unmittelbare Beziehung zur Außenwelt verknüpft ist, während für alle jene, die in Verbindung mit Geschehen gebracht werden, das in keiner Form „objektiviert“ wird, vielmehr mit Vorgängen in Verbindung gebracht wird, die sich in unserem Organismus selbst abspielen, die Bezeichnung Gefühle vorbehalten sein sollte; doch ist diese Unterscheidung im allgemeinen nicht streng durchgeführt. Wir sprechen z. B. von Schmerzempfindungen, während der Ausdruck Schmerzgefühl der gegebene wäre.

mittelbar von einem Bewegungsvorgang gefolgt sein können und so, rein äußerlich betrachtet, ein Analogon zum Reflex darbieten oder aber scheinbar ohne Erfolg bleiben, in Wirklichkeit jedoch ohne Übertragung der Erregung auf motorisches Gebiet weitgehende Folgen nach sich ziehen können, indem sie den Bewußtseinsinhalt vermehren helfen und Beziehungen zu bereits vorhandenem anknüpfen und selbst wieder für später eintreffende Erregungen und daran sich anschließende Empfindungen bestimmter Art von Bedeutung sein können. Für das Zustandekommen von solchen ist das notwendig, was wir ganz allgemein als Reiz bezeichnen. Er löst eine Erregung aus, die zentripetal geleitet wird. Die Erregungsleitung ist an Nervenbahnen gebunden. Ein Erfolg des Reizes tritt dann ein, wenn die Erregung auf das übergeht, was wir gemeinhin als ein nervöses Zentrum bezeichnen. Die Zahl der Fragestellungen, die sich an den Vorgang der Vermittlung einer Empfindung anschließt, ist außerordentlich groß. Wir wollen die wesentlichsten davon kurz skizzieren und damit zugleich entwickeln, in welcher Art und Weise wir diejenigen Funktionen des Organismus zu besprechen gedenken, die wir bis jetzt noch nicht erörtert haben.

Wir wollen von einem bestimmten Beispiel ausgehen. Wir sehen vor uns einen Gegenstand, z. B. einen Baum. Die Erfahrung zeigt uns, daß für das Zustandekommen des Vorganges, den wir „Sehen“ nennen, das funktionstüchtige Auge notwendig ist. Erst dann, wenn wir die Augen so einstellen, daß der festzustellende Gegenstand in diesen zur Abbildung kommen kann, erkennen wir ihn. Schließen wir die Augenlider, dann hört die Erkennung des Gegenstandes auf, falls nicht die Möglichkeit besteht, ihn zu betasten. Wir schließen ohne weiteres aus dem Umstande, daß ein Gegenstand, den wir eben noch „gesehen“ haben, verschwindet, sobald die Augen verdeckt werden, daß diese für den ganzen Vorgang des Sehens in Frage kommen. Es ergibt sich nun die Frage, welche Ereignisse es sind, die als Endergebnis die Wahrnehmung eines Gegenstandes zur Folge haben. Hier setzen nun drei große vielfach in Methodik und Fragestellung verwandte und doch in vieler Hinsicht durchaus selbständige Forschungsgebiete ein. Es sind dies Physik, Physiologie und Psychologie. Das Vorhandensein eines Sehorganes mit seinen Funktionen hat zur Erkennung von Vorgängen in der Außenwelt geführt, die eifrig studiert worden sind und auch heute noch ungeschwächt unser Interesse fesseln, sind doch auch jetzt noch nicht jene physikalischen Phänomene, die wir unter der Bezeichnung Licht zusammenfassen, restlos aufgeklärt. Es ist das Gebiet der Optik, das sich unmittelbar aus dem Sehvorgang heraus entwickelt hat, wie denn überhaupt das Forschungsgebiet Physik nicht von den Vorgängen in der Außenwelt und ihrer Art seinen ersten Ausgangspunkt nahm, vielmehr waren es die durch die verschiedenen Sinnesorgane vermittelten Empfindungen, die maßgebend für die Entwicklung bestimmter Gebiete der genannten Disziplin der Naturwissenschaften gewesen sind (es sei an die Akustik, die Wärmelehre usw. erinnert).

Uns interessiert das Wesen des physikalischen Vorganges, der bestimmte Anteile in unserem Sehorgan so beeinflußt, daß es zur Auslösung einer bestimmten Erregung kommt, vor allem deshalb so sehr, weil wir uns nicht damit zufrieden geben können, daß zum Ausdruck kommt, Lichtstrahlen stellen den für das Auge in Betracht kommenden Reiz dar; viel-

mehr wollen wir in Erfahrung bringen, was für eine Art von Einwirkung stattfindet. Nun wissen wir, daß das Licht ein Teilgebiet strahlender Energie darstellt. Sie selbst umfaßt ein ganz gewaltiges Gebiet (theoretisch Wellenlängen von Null bis Unendlich). Unsere Sinnesorgane gestatten, davon nur einen sehr kleinen Teil wahrzunehmen, und zwar in Form von Wärme und von Licht. Weiterhin erkennen wir Strahlenarten bestimmter Wellenlänge an gewissen, früher schon besprochenen chemischen Wirkungen[1]). Es sei an die Pigmentbildung in der Haut unter dem Einfluß ultravioletter Strahlen erinnert und hinzugefügt, daß festgestellt worden ist, daß diese Öle, Cholesterin und andere Produkte so beeinflussen, daß sie Erscheinungen der Rachitis zum Verschwinden bringen können[2]). Das gewaltig große Gebiet strahlender Energie anderer Wellenlängen kommt uns, wie übrigens die erwähnten ultravioletten Strahlen auch, erst auf dem Umweg über bestimmte Erscheinungen zur Kenntnis. Dahin gehört das ganze Gebiet der sogenannten elektrischen Schwingungen mit Ausnahme der eben genannten Strahlen — Wärme, Licht —, die ja auch ein Teilgebiet der elektromagnetischen Schwingungen darstellen. Welch gewaltige Auswirkungen die Betrachtung der elektrischen Schwingungen als innig wesensverwandt mit den Lichtschwingungen gehabt hat, darauf sei hier nur hingewiesen.

Wir stehen somit zunächst vor der Tatsache, daß bei der Erregung jener Zellen, die am Sehvorgang beteiligt sind, energetische Vorgänge maßgebend sind. Strahlende Energie in ganz bestimmter Form kommt zur Wirkung. Es fragt sich nun, wieso es kommt, daß nur ein Teilgebiet der gesamten strahlenden Energie Reiz auslösend auf die Sinneszellen des Sehorganes wirkt. Warum haben die länger welligen (ultraroten), und die kürzer welligen (ultravioletten) Strahlen jener Grenzgebiete, die sich unmittelbar an das sichtbare Spektrum anschließen, keinen entsprechenden Einfluß? Liegt das daran, daß sie nicht zu den genannten Sinneszellen gelangen? Wir kommen ohne weiteres zu dieser Fragestellung, weil, wie wir noch eingehend erfahren werden, die auf das lichtempfindliche Gewebe — die Netzhaut des Auges — einwirkenden Strahlen, bevor sie auf dieses treffen, eine Reihe von Medien zu durchdringen haben. Wir werden später auf diese Frage zurückkommen und wollen nur noch erwähnen, daß auch der Möglichkeit gedacht werden muß, daß das Protoplasma bestimmter Zellarten der Retina nur für bestimmte energetische Einwirkungen empfänglich ist. So könnte man z. B. die Erfahrung zu verwenden suchen, daß Strahlenarten nur dann photochemische Wirkungen entfalten können, wenn sie zur Absorption gelangen[3]). Kurz und gut, wir haben in dem Augenblicke, in dem wir mit der Frage der Umwandlung einer bestimmten Energieform — hier der strahlenden — in eine unzweifelhaft andere in Zellen der Retina das Gebiet der Physiologie betreten, all jene großen Schwierigkeiten vor uns, die eine objektive Erfassung von Veränderungen in einem so mannigfaltigen und in so feiner Weise abgestimmten physikalisch-chemischen System, wie es der Zellinhalt

---

[1]) Physiologie I, Vorlesung 22. — [2]) *Alfred F. Hess* u. *M. Weinstock:* J. biol. chem. **62**. 301 (1924); **63**. XXV (1925). — *A. F. Hess, M. Weinstock* u. *F. D. Helman:* Ebenda. **63**. 305 (1925). — [3]) *Th. v. Grotthuss:* Jahresverh. d. kurländ. Gesellsch. f. Lit. u. Kunst. **1**. 119 (1819); vgl. auch *Ostwalds* Klassiker der exakt. Wissensch. **152**. 94 (1906). — *J. W. Draper:* Philos. mag. and j. of science. (3). **19**. 195 (1841).

darstellt, mit sich bringt. Wir wissen, daß eine Grundeigenschaft jeden Protoplasmas seine Erregbarkeit im positiven und negativen Sinne (Hemmung) ist. Bestimmte Energieformen (Reize) bringen sie hervor. Wir werden bei jedem einzelnen Sinnesorgan der Frage nach der Wesensart des Reizes und der nachfolgenden Erregung zu stellen haben. Wir werden in jedem Falle Beziehungen zwischen der Art des für gewöhnlich wirksamen Reizes und dem Bau des betreffenden Sinnesorganes bzw. bestimmter seiner Zellarten zu knüpfen versuchen.

Zunächst erkennen wir, daß jede Art von Sinnesorganen einen besonderen Bau hat und ferner auch vielfach in der Art und Weise der Einlagerung in den Organismus Besonderheiten zeigt. So ist der Retina ein kunstvoll gebauter, für Lichtstrahlen durchlässiger, optischer Apparat vorgebaut, dessen Bedeutung wir auf Grund unserer Kenntnisse der physikalischen Eigenschaften der in Frage kommenden Strahlenarten ohne weiteres erschließen können. Die Geruchsempfindungen vermittelnden Sinnesepithelien sind an bestimmter Stelle der Nasenschleimhaut angebracht und jene, die Geschmacksempfindungen auslösen, in bestimmten Bezirken der Mundschleimhaut. Die der Perzeption der Schallwellen und damit der Vermittlung des Hörvorganges dienenden Zellen und Einrichtungen finden sich im Felsenbein eingebettet. Vorgelagert ist ein die genannten Wellen übermittelnder Hilfsapparat. In der Haut finden wir teils ziemlich oberflächlich, teils in tiefer gelegenen Geweben eingelagert Sinnesorgane, die ihrer ganzen Anordnung nach unter gewöhnlichen Verhältnissen nur von bestimmten Reizen aus in Erregung versetzt werden können.

Die besonderen morphologischen Einrichtungen der einzelnen Sinnesorgane und ihre besondere Anordnung sind deshalb von so großer Bedeutung, weil die ihnen entsprechenden Empfindungen nicht nur durch Einwirkungen ausgelöst werden können, die wegen der erwähnten anatomischen Besonderheiten die Regel bilden, sondern auch durch solche, welche unter normalen Verhältnissen nicht zur Geltung kommen können. Bekannt ist die Hervorbringung von Lichtempfindungen bei stärkerem Druck auf das Auge (z. B. Schlag auf das Auge)[1]. Auch dann, wenn ein ausreichend starker galvanischer Strom durch den Kopf geleitet wird, kommt es zu Lichtempfindungen[2]. Trifft er das Riechfeld, so entstehen Geruchsempfindungen; wird der N. cochlearis getroffen, so machen sich akustische Empfindungen geltend.

---

[1]) Vgl. hierzu u. a. *J. Newton:* Optica, am Schlusse der Quaestio. XVI. 1706. — *Th. Young:* On the mechanisme of the eye. Philosoph. transact. **1**. 23 (1801). — *Purkinje:* Betrachtungen und Versuche zur Physiol. der Sinne. I. 78, 126, 136 (1819); **2**. 115 (1825). — *J. Müller:* Über die phantastischen Gesichtserscheinungen. Koblenz 1826; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 140 (1834). — *Czermak:* Physiol. Studien. Abt. I. S. 5. 42. Abt. II. 32 (1854). — Über das Akkommodationsphosphen. Arch. f. Ophth. **7**. 147 (1858). — Vgl. vor allem *H. v. Helmholtz:* Handbuch der physiologischen Optik (ergänzt von *A. Gullstrand, J. v. Kries* u. *W. Nagel).* **2**. S. 6ff. Leopold Voß, Hamburg und Leipzig 1911. —
[2]) *Le Roy:* Mém. de mathém de l'acad. de France. 86 (1755). — *Fechner:* Lehrbuch des Galvanismus und der Elektrochemie. Kap. 39. 485 (1829). — *E. du Bois-Reymond:* Untersuchungen über tierische Elektrizität. **1**. 283, 338 (1848). — *Aubert:* Physiologie der Netzhaut. Breslau 1864. — *G. E. Müller:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **14**. 329 (1897). — *R. Schelske:* Arch. f. Ophth. **9**. (3). 39 (1863). — *O. Schwarz:* Arch. f. Psychiatr. u. Nervenkh. **21**. 500 (1889).

Nach allen unseren Erfahrungen spielt bei dem Ansprechen der einzelnen Sinnesorgane auf bestimmte Reize — genannt adäquate[1]) — nicht nur der Umstand eine Rolle, daß sie nach ihrer ganzen Struktur und Lagerung für jene besonders geeignet sind, vielmehr sind offenbar die eigentlichen Aufnahmeapparate, nämlich bestimmte Sinneszellen in ihrer feineren Struktur auf die Zufuhr bestimmter Energieformen eingestellt[2]). Wichtig ist auch, daß durch Einwirkungen, die allgemein erregend wirken, wie es z. B. beim elektrischen Strom der Fall ist, die in Frage kommende Empfindung in der Regel nur in allgemeinerer Form ohne besonderen „Qualitätswert" in Erscheinung tritt, d. h. wir erhalten nicht durch Druck auf das Auge jene fein abgestuften Empfindungsqualitäten, die bei Einwirkung von Lichtstrahlen auf bestimmte Elemente der Retina zur Auslösung kommen. Es ist dies an und für sich selbstverständlich, weil, wie wir erfahren werden, zwischen der Qualität und Quantität des Reizes und der ausgelösten Empfindung bestimmte Beziehungen bestehen. Man hat Reize, die für das einzelne Sinnesorgan ungewohnt sind, inadäquate genannt.

Von größtem Interesse ist die Beobachtung, daß es nicht nur gelingt, vom Sinnesorgan aus Empfindungen auszulösen, vielmehr werden solche auch dann vermittelt, wenn die entsprechende Nervenbahn gereizt wird. Ein sehr bekanntes Beispiel für diese Feststellung ist die Empfindung von Druck, ja auch von Kälte oder Wärme in der Haut des Kleinfingerballens, wenn man den N. ulnaris da, wo er über den medialen Epicondylus humeri verläuft, quetscht. Diese Stelle wird deshalb gewählt, weil der genannte Nerv an ihr oberflächlich verläuft. Selbstverständlich würde man den gleichen Erfolg haben, wenn der gleiche Nerv an einer anderen Stelle seines Verlaufes gereizt würde. Jene Stelle an der Haut des Fingerballens, in die wir die genannten Empfindungen hineinverlegen, wird von Zweigen des N. ulnaris versorgt.

Bei eröffneter Paukenhöhle (Trommelfelldefekt) hat man Gelegenheit, die Chorda tympani zu reizen. Es entstehen dabei ganz deutliche Geschmacksempfindungen[3]), und zwar je nach der Art des Reizes (chemische, elektrische Reize) verschiedene Empfindungen (süß, bitter, metallisch). *Urbantschitsch* beobachtete, daß nach Betupfung der Chorda tympani mit Opiumtinktur die Geschmacksempfindung süß auftrat und zwar auch dann, wenn während ihres Auftretens jener Zungenanteil, von dem sie ausgelöst zu sein schien, mit Alaun eingerieben wurde[4]). Unsicher sind Angaben über Lichtempfindungen aus Anlaß mechanischer Reizung des N. opticus[5]). Es scheint, daß solche immer nur dann zustande kommen, wenn gleichzeitig die Retina gezerrt wird. Dagegen steht fest, daß der genannte Nerv weder von seiner Oberfläche her, noch nach Durchschneidung von der verletzten Stelle aus von jener strahlenden Energie erregt wird, die von der Retina aus Lichtempfindung auslöst. Der N. cochlearis reagiert ferner nicht auf Schallwellen.

---

[1]) *Johannes Müller:* Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig 1826. — [2]) Vgl. hierzu u. a. *W. Nagel:* Vergleichende physiol. und anat. Unters. über den Geruchs- und Geschmackssinn. *Leuckart* und *Chun*, Bibliotheca zool. **18** (1894). — [3]) Vgl. u. a. *Duchenne:* Arch. génér. de méd. **24**. 385 (1850). — *Blau:* Berliner klin. Wschr. **45** (1879). — *V. Urbantschitsch:* Arch. f. Ohrenheilkde. **19**. 135 (1883). — [4]) *V. Urbantschitsch:* Arch. f. Ohrenheilkde. **19**. 139 (1883). — [5]) Vgl. hierzu *Feilchenfeld:* Arch. f. Augenheilkde. **67**. 45 (1910). — *C. Heß:* Ebenda. **67**. 53 (1910).

Wir können alle besprochenen Erscheinungen ohne weiteres verstehen, wenn wir uns die Vorstellung zu eigen machen, daß für das Entstehen einer bestimmten Empfindung ausschließlich das Rindenzentrum in Betracht kommt, mit dem das einzelne Sinnesorgan mittels des zugehörigen Sinnesnerven in leitender Verbindung steht. Sobald eine Erregung desselben erfolgt, ganz gleichgültig, wie sie zustande gekommen ist, antwortet jenes Empfindungszentrum, zu dem er hinführt, mit jener Empfindungsart, die für es spezifisch ist. Unser Sprachgebrauch trägt diesem Umstande keine Rechnung. Wir sagen z. B., wir empfinden an der oder jener Stelle des Körpers Schmerz, wir schmecken mit der Zunge und empfinden an Ort und Stelle der Einwirkung der die Geschmacksempfindung auslösenden Substanz z. B. süß. In Wirklichkeit ist ohne jede Ausnahme jede Empfindung zentral bedingt.

Es muß auf Grund dieser Vorstellung angenommen werden, daß die einzelnen Empfindungszentren eine besondere Struktur besitzen, d. h. die sie zusammensetzenden Zellen müssen eine besondere, für jedes einzelne Empfindungsorgan spezifische Beschaffenheit haben. Jede ausreichende Erregung, die ihnen zugeleitet wird, bedingt Veränderungen, die als Erfolg eine qualitativ und auch quantitativ bestimmt ausgeprägte Empfindung zeitigen. Genau ebenso, wie Schilddrüsenzellen bestimmter Art Stoffe hervorbringen, die für diese charakteristisch sind, und in letzter Linie eine bestimmte, typische Struktur der sie bildenden Zellen zum Ausdruck bringen, vollziehen sich in jenen Elementen, die der Hervorbringung bestimmter Empfindungen dienen, in bestimmten Bahnen festgelegte Reaktionen. Es wird nun verständlich, weshalb inadäquate Reize, sofern sie imstande sind, eine Erregung auszulösen, Erfolg haben können, und zwar im Sinne der Auslösung einer Empfindung, die in der gleichen Art auch vom Sinnesorgan selbst aus hervorgerufen werden kann. Wir verstehen nunmehr auch, weshalb auch dann eine entsprechende Empfindung zustande kommt, wenn der Reiz die Leitungsbahn, d. h. den Nerven, trifft. Es ist an und für sich gleichgültig, an welcher Stelle der Reiz einwirkt, maßgebend ist für die Art der zustande kommenden Empfindung die Erregung des Empfindungszentrums. Von diesen Gesichtspunkten aus ist vielfach eine Vorstellung als überholt betrachtet worden, die der die Erregung leitenden Nervenbahn eine spezifische Beteiligung am Zustandekommen einer bestimmten Empfindung zuerkannte, und zwar wurde angenommen, daß sie nicht schlechthin im Anschluß an eine Erregung in einen allen Nervenfasern gemeinsamen Zustand gerät, vielmehr sollte der besonderen Reaktion der verschiedenartigen Sinneszellen entsprechend ein qualitativ besonderer Erregungsvorgang in den sich diesen anschließenden Nervenfasern zur Auslösung kommen. Es wurde der Ausdruck „spezifische Sinnesenergien“ geprägt[1]). Es ist natürlich von größter Bedeutung, ob der Zustand der Erregung bei allen protoplasmatischen Gebilden der gleiche ist, oder aber,

---

[1]) *Johannes Müller:* Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. II. 2, 44. Leipzig 1826; Handbuch der Physiologie. 2. Bd. 2. Abt. 5. Buch. 249. Koblenz 1838. — Vgl. auch *E. Hering:* Lotos. N. F. 5. 113. 1884; Zur Theorie der Nerventätigkeit. Leipzig 1899. — *Goldscheider:* Die Lehre von den spezifischen Energien der Sinnesnerven. Berlin 1881. — *Weinmann:* Die Lehre von den spezifischen Sinnesenergien. Voß, Hamburg und Leipzig 1895. — *N. P. Brühl:* Spezifische Sinnesenergie. Fulda 1915. — Vgl. auch *W. Wundt:* Physiologische Psychologie. 6. Aufl. Leipzig 1911.

ob er zwar im grundlegenden Vorgang allgemein gleichartige Züge zeigt, jedoch im Speziellen Besonderheiten aufweist. Die ganze Fragestellung läßt sich auch, wie folgt, fassen. Bestehen direkte Beziehungen zwischen der Art jenes Vorganges, der die Erregung auslöst und allen jenen Prozessen, die sich in der Folge in der Sinneszelle, der Leitungsbahn und schließlich auch in jenem Zentrum, in dem die eintretende Reaktion uns als Empfindung zum Bewußtsein kommt, anschließen. Man hat sich, wie mir scheint, zu sehr von dem Umstand beeinflussen lassen, daß nicht nur der adäquate Reiz die entsprechende Empfindung auslöst, sondern auch der inadäquate. So konnte die Idee entstehen, daß es ganz gleichgültig sei, welcher Art der energetische Vorgang ist, der zur Erregung führt, und welche Leitungsbahn sie weiterleitet; das Wesentliche bleibt, daß ein bestimmtes Sinneszentrum erregt wird. Dieses antwortet dann mit dem Vorgang, der für es spezifisch ist, und dieser führt zu einer bestimmten Empfindung. Um diese Annahme recht deutlich herauszuheben, hat man zum Ausdruck gebracht, daß, wenn man den N. opticus und N. cochlearis durchtrennen würde, und nunmehr das periphere, mit dem Auge in Zusammenhang stehende Optikusende mit der zentralen Hörbahn in leitende Verbindung bringen könnte, dann Lichtstrahlen Gehörsempfindungen auslösen müßten, würde doch die erregte Netzhaut in leitender Verbindung mit dem Hörzentrum stehen! Man könnte auch den folgenden Vergleich ziehen. Verbinden wir eine Quelle elektrischer Energie mittels Leitungsdrähten mit einer Glühbirne und zugleich mit einer entsprechend eingerichteten Glocke, so wird, je nachdem wir den gleichen elektrischen Strom der ersteren oder der letzteren zuleiten, ein anderer Vorgang in Erscheinung treten. Die Stromquelle, die Leitungsdrähte und der in diesen auftretende Zustand bleiben sich gleich. Der verschiedene Erfolg liegt ausschließlich am „Erfolgsapparat", nämlich der Glühbirne und der Glocke!

Wir haben ohne jeden Zweifel keine Gewißheit darüber, daß der durch bestimmte Reize ausgelöste Erregungsvorgang immer der gleiche ist, soweit seine Qualität in Frage kommt. Mit dem gleichen Recht kann zurzeit die Idee verfochten werden, daß Sinneszelle, zugehörige Nervenbahn und jene Zelle (oder Zellgruppe), die auf die zugeleitete Erregung mit einem Vorgang antwortet, der sich uns in Gestalt einer bestimmten Empfindung bemerkbar macht, eine Einheit darstellen. Manche Beobachtungen sprechen entschieden dafür, daß der spezifischen Einstellung der Sinneszellen auf bestimmte Reize auch eine solche der zugehörigen Nervenbahn entspricht. Wir werden erfahren, daß z. B. das Sehzentrum in allen seinen Teilen vermittels wohl abgrenzbarer Nervenfasern in Beziehung zu ganz bestimmten Netzhautteilen steht. Wir erkennen hierin engste Beziehungen zwischen peripherer Reizaufnahme- und zentraler Erregungsempfangsstelle. Zu denken gibt ferner die Beobachtung, daß bei Einwirkung von Lichtstrahlen auf die Netzhaut oszillierende Erregungsvorgänge in dieser ausgelöst werden, die Beziehungen zu der Art des Reizes zeigen[1]). Wir kommen auf diese Feststellungen — gemacht an Hand der bei der Erregung nachweisbaren Aktionsströme — noch zurück[2]). Wir

[1]) *Friedrich W. Fröhlich:* Z. f. allgem. Sinnesphysiol. **48**. 28, 354 (1914): Grundzüge einer Lehre vom Licht- und Farbensinn. Gustav Fischer, Jena 1921. — [2]) Aktionsströme sind auch beim Auftreten von Erregungen in der Hirnrinde festgestellt worden. Vgl. *Beck* und *Cybulski:* Zbl. f. Physiol. **6**. 1, 90 (1892).

können vorläufig zu keiner der erwähnten Vorstellungen abschließend Stellung nehmen. Wir müssen uns vielmehr damit begnügen, die vorhandenen Fragestellungen anzudeuten — und ferner — dem Stand der Wissenschaft entsprechend die Unmöglichkeit einer bestimmten Antwort zu betonen.

Auch dann, wenn wir auf Grund ausreichender Befunde uns für oder gegen die Annahme spezifischer Sinnesenergien aussprechen könnten, wäre das Problem des Zustandekommens bestimmter Empfindungen noch lange nicht gelöst! Zunächst möchten wir gerne erfahren, was Erregung der Sinneszellen und der zugehörigen Leitungsbahn an und für sich bedeutet. Wir werden diese Fragestellung später von allgemeineren Gesichtspunkten aus behandeln und dann auch der Frage nachgehen, ob das Wesen der Leitfähigkeit in Zellen und innerhalb von Nervenbahnen unmittelbar mit demjenigen der Erregung sich deckt oder aber, ob sie einen besonderen Zustand darstellt. Hervorheben müssen wir, daß wir zur Zeit wohl über mehrere Hypothesen verfügen, die das Wesen des erregten Zustandes unserem Verständnis näher zu bringen versuchen, jedoch fehlt uns ein Einblick in die feineren Zustandsänderungen, die ohne Zweifel den Vorgang der Erregung bedingen.

Wir sind ohne weiteres geneigt, alles das, was mit der Funktion der Sinnesorgane und insbesondere jener der ihnen zugehörigen Nervenbahnen und Zentren zusammenhängt, von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus aufzufassen. Wir vermuten überall da, wo wir Funktionen begegnen, die innerhalb des Organismus eine bestimmte einheitliche Bedeutung haben, gleiche oder doch entsprechende Vorgänge. Es ist sehr schwer, festzustellen, ob eine Betrachtung aller in Frage kommenden Einrichtungen, die der Hervorrufung bestimmter Empfindungen dienen, unter dem Gesichtspunkte einheitlicher Prozesse statthaft ist. Wir werden im Laufe unserer Darlegungen erkennen, daß bei jeder einzelnen Sinnesempfindung Besonderheiten vorliegen; daneben werden wir jedoch bei der Betrachtung des ganzen Vorganges, der zu ihnen führt, auch auf eine ganze Reihe von Feststellungen treffen, die allen Sinnen, ja darüber hinaus allen protoplasmatischen Gebilden gemeinsam sind.

Halten wir zunächst daran fest, daß bestimmte energetische Einwirkungen das hervorbringen, was wir als Reiz bezeichnen. Sie selbst lassen sich in recht weitem Umfange objektiv darstellen. Wir haben schon von der strahlenden Energie gesprochen und festgestellt, daß ein ganz bestimmtes Intervall von elektromagnetischen Schwingungen — ausgezeichnet durch eine bestimmte Wellenlänge — die Empfindung Licht hervorruft, während dieselben Wellen mit Einschluß anschließender (ultrarote Strahlen) von bestimmten Sinnesorganen der Haut aus als Wärme empfunden werden. Andere Wellenbewegungen, die wir gut kennen, rufen innerhalb eines bestimmten Gebietes die Empfindung alles dessen hervor, was wir mit der Funktion des Hörens verknüpfen. Auf wieder andere energetische Einwirkungen — aufgenommen von bestimmten Sinnesorganen — erfolgt die Empfindung der Berührung, des Druckes, des Geschmackes, des Geruches usw. Nirgends erkennen wir zur Zeit eine bestimmte Beziehung der Art der Empfindung zum physikalischen Vorgang, der den Anstoß zu ihrer Auslösung gibt. Während die auslösenden Momente sich vielfach, rein physikalisch betrachtet, sehr nahe stehen, heben sich die einzelnen Empfindungen mit wenig Ausnahmen ohne Übergänge scharf

gegen einander ab. Wir können wohl innerhalb ein und derselben Empfindung Vergleiche ziehen und Unterschiede feststellen, nicht jedoch zwischen verschiedenartigen Empfindungen. Wir können z. B. prüfen, ob eine Lösung süßer als eine andere schmeckt. Es wird uns jedoch nicht einfallen, z. B. die Empfindung rot mit jener von süß in irgend einen Zusammenhang zu bringen! Wir heben mit voller Absicht die Unmöglichkeit hervor, zur Zeit das Zustandekommen von Empfindungen objektiv zu erfassen. Wir können sie nur in uns selbst feststellen und an Mitmenschen erkennen, indem diese nach Einwirkung bestimmter Reize Auskunft darüber geben, was sie empfinden. Der Tierversuch kann nur in gewissen Grenzen zum Studium der Sinnesphysiologie herangezogen werden. Wir können an Hand bestimmter, auf Reize eintretender Reaktionen erkennen, ob Empfindungen ausgelöst werden. Wir schließen aus dem analogen Bau der Sinnesorgane und der entsprechenden Organisation jener Teile des Zentralnervensystems, die Sitz von Empfindungszentren sind, auf gleichartige Leistungen der genannten Einrichtungen und gleiche oder doch ähnliche Empfindungen. Es fällt nicht schwer, an höher organisierten Tieren das Eintreten mancher von jenen Empfindungen nachzuweisen, die uns eigen sind; jedoch stoßen wir sofort auf große Schwierigkeiten, wenn es sich darum handelt, außer den allgemeinen Empfindungen Besonderheiten festzustellen, wie z. B. das Sehen von Farben, die Wahrnehmung von bestimmten Geschmacksqualitäten usw. Es bedarf größter Aufmerksamkeit, um auf dem Gebiete der vergleichenden Sinnesphysiologie die Grenzen dessen nicht zu überschreiten, was wir wirklich wissen, und was wir ohne genaue Grundlagen aus dem Ergebnis der Beobachtung eigener Empfindungen heraus anderen Organismen zuerkennen. Schon das einfachste Lebewesen, die einzeln lebende Zelle, antwortet auf Reize mannigfacher Art. Wir erkennen Beziehungen zur Schwerkraft, zu chemischen, physikalisch-chemischen, thermischen usw. Einwirkungen. Wir stellen uns vor, daß solche an der Oberfläche der Zellen und darüber hinaus in ihrem Inhalte gewisse Veränderungen hervorrufen, die der Gesamtstruktur des letzteren ein bestimmtes Gepräge geben. Es hat sich ein neuer Zustand herausgebildet, von dem aus zwangsläufig bestimmte Reaktionen bedingt sind.

Mit der Entwicklung von mehrzelligen Organismen kommt es mehr und mehr zur Ausbildung von Außenstationen für die Aufnahme von Reizen. Es wird durch sie die Beziehung zur Umwelt hergestellt. Immer mehr differenzieren sich besondere Gebilde als Aufnahmestellen für Reize; ferner bilden sich Leitungsbahnen und Orte aus, die als Empfangsstellen für durch jene zugeführte Erregungen dienen. Von ihnen aus verlaufen Bahnen zu bestimmten Organen, wie Drüsen und Muskeln Es kommt zur Auslösung eines motorischen Aktes. Wir wissen nicht, wann in der Tierreihe zum erstenmal Empfindungen auftreten. Es erscheint müßig über dieses Problem zu diskutieren, weil wir kein objektives Kennzeichen für ihr Vorhandensein oder Fehlen besitzen. So geistvoll der Versuch erscheint, in der Tierreihe Reflexmaschinen abzugrenzen und damit Organismen zu kennzeichnen, bei denen alle motorischen Vorgänge von Reflexen aus beherrscht werden und Empfindungen und Willensakte fehlen, so wenig vermag er sich beim jetzigen Stand unseres Wissens auf objektiv erhobene Befunde zu stützen. Erst dann, wenn dereinst Reaktionen bekannt sein werden, die uns gestatten, Nervengewebe, das im Zustande der Emp-

findung sich befindet, zu erkennen, werden wir der Frage näher kommen, ob diejenigen Forscher recht haben, die jenen Vorgang, den wir Empfindung nennen, bei allen Organismen vertreten glauben oder diejenigen, die der Ansicht sind, daß er erst im Laufe der phylogenetischen Entwicklung erworben worden ist. Eine solche Annahme wird dadurch unterstützt, daß wir jene Teile des Zentralnervensystems, die wir als Sitz von Empfindungszentren ansprechen können, mehr und mehr sich entfalten sehen, je höher wir in der Tierreihe aufsteigen. Wir wollen hier nicht auf Möglichkeiten eingehen, die in der Tat gegeben sind, wie undifferenzierte, aber doch vorhandene Empfindungen und daran sich anschließende, Hand in Hand mit der Entwicklung besonderer Sinnesorgane und damit auch von besonderen Sinneszentren fortschreitende Differenzierung der Empfindungen. Wir dringen mit derartigen Überlegungen nicht in die Tiefe der ganzen, mit den Empfindungen verknüpften Probleme ein. Es fehlt an Anhaltspunkten für den Aufbau einfacher und komplizierterer Empfindungsvorgänge aus einfachsten Anfängen! Wir vermögen auch nicht, auszusagen, ob außer den uns bekannten Empfindungen noch solche ganz anderer Art möglich sind. Es ist an und für sich durchaus denkbar, daß in der Tierreihe z. B. vom Geruchssinn aus Empfindungen zustande kommen, die über das, was wir Geruchsempfindung nennen, hinausgehen und umfassender sind. Von großem Interesse ist die Prüfung der Frage, ob bei dieser oder jener Organismenart Reize wirksam sind und zu bestimmten Empfindungen zu führen vermögen, für die uns die Aufnahmeapparate fehlen. Stellen wir uns z. B. vor, daß jenes Intervall der strahlenden Energie, für das wir die besondere Bezeichnung elektrische Schwingungen haben, von Sinnesorganen aus wahrgenommen werden könnte und Empfindungen bestimmter Art auslösen würde! Es fehlt uns jede Möglichkeit einer Vorstellung, wie diese sich in unseren ganzen Beziehungen zur Außenwelt auswirken würden! Eines ist sicher, daß unser Bewußtseinsinhalt ein ganz andersartiger wäre. Über unsere Umwelt hätten wir ganz andere Anschauungen. Wir können nicht voraussagen, welcher Art eine Empfindung sein wird, sobald uns der energetische Vorgang in seiner Besonderheit bekannt ist. Stellen wir uns vor, daß die Empfindung Licht ganz einheitlich wäre, und die Möglichkeit der Unterscheidung von Strahlen verschiedener Wellenlänge innerhalb jenes Gebietes von strahlender Energie, von dem aus Netzhautelemente in Erregung versetzt werden, nicht vorhanden wäre, dann könnte ein Einzelindividuum, das Farben zu erkennen vermöchte, die Art seiner Empfindung den Mitmenschen nicht verständlich machen. Niemand könnte „nachempfinden“.

Kehren wir zum gewählten Beispiel zurück! Mit Hilfe des Sehorganes, der ihm angeschlossenen Leitungsbahn und einem an bestimmter Stelle der Großhirnrinde befindlichen Zentrum erkennen wir im Raume einen Gegenstand, der sich von der Umgebung dadurch abhebt, daß die von ihm ausgehenden Strahlen quantitativ und möglicherweise auch qualitativ andersartige sind, als die von angrenzenden Raumteilen aus in das Auge fallenden. Ohne entsprechenden Aufnahmeapparat für die in Frage kommenden Reize vermag ein Gegenstand ebensowenig eine Empfindung auszulösen, wie wenn die Leitungsbahn unterbrochen ist, oder das Empfindungszentrum nicht funktioniert. Es ist nun von der allergrößten Bedeutung, daß eine bestimmte Empfindung, die einem bestimmten Reiz

und der ihm folgenden Erregung entspricht, dauernde Veränderungen im Zentralnervensystem hinterläßt. Sie äußern sich in einem Vorgang, der Erinnerung genannt worden ist. Es wird ein einmal abgelaufener Vorgang festgelegt. Er klingt — bildlich gesprochen — mit, wenn eine gleiche oder doch ähnliche Empfindung zur Auslösung kommt. Die einzelne Empfindung löst bestimmte Vorstellungen aus. Diese Feststellung hat dazu geführt, daß der unmittelbare Sinneseindruck, d. h. die Empfindung, die durch Beeinflussung eines Sinnesorganes zustande kommt, in Zusammenhang mit ihrer Lokalisation — einem Vorgang, auf den wir noch zurückkommen — als Wahrnehmung von der Erinnerung unterschieden wird[1]). Wir sehen vor uns einen Baum und erkennen ihn als solchen, weil wir uns seiner erinnern. Wir wollen hier nicht auf die außerordentliche Vielgestaltigkeit der Erinnerungsvorgänge eingehen, die einer Wahrnehmung folgen können. Es genügt einstweilen, festzustellen, daß solche neben der letzteren zu unterscheiden sind. Nun wissen wir ferner aus Erfahrung, daß wir uns — um bei dem angenommenen Beispiel zu bleiben — einen Baum mit allen seinen Einzelheiten auch vorstellen können, ohne daß eine Wahrnehmung vorhanden zu sein braucht, d. h. die Erinnerung kann unabhängig von unmittelbaren Wahrnehmungsvorgängen geweckt werden. Wir beherrschen in gewissem Sinne die Erinnerungen, und zwar insofern, als wir sie mit Willen hervorrufen und auch ausschalten können. Wir bringen das dadurch zum Ausdruck, daß wir sagen, wir denken an einen bestimmten Gegenstand, an ein Lied usw. Von besonderem Interesse ist der Umstand, daß Beobachtungen vorliegen, wonach Bewußtseinsinhalt durch lokale Reizung der in Frage kommenden Zentren „aktiviert“ werden kann. Vor allen Dingen sind Einflüsse von Seiten des Blutes in Betracht gezogen worden. Man hat das Ergebnis derartiger Reizerscheinungen Halluzinationen genannt.

Wir werden später erfahren, daß Wahrnehmungen und Erinnerungen nicht von den gleichen Stellen der in Frage kommenden Sinneszentren aus zur Auslösung kommen. Aus diesem Grunde unterscheidet man Wahrnehmungs- und Erinnerungszentren. In den ersteren vollzieht sich jener noch geheimnisvolle Vorgang, der die Umwandlung des dem Empfindungszentrum zugeführten energetischen Prozesses in einen psychischen zur Folge hat. Es sei schon hier betont, daß wir uns unter all den „Zentren“, die in Beziehung zu Empfindungen, Wahrnehmungen, Erinnerungen usw. stehen, nicht lokal eng begrenzte Anteile der Großhirnrinde vorstellen dürfen. Wir werden mehrfach auf die Wechselbeziehungen der verschiedenen Empfindungs-, Erinnerungs-usw.-zentren in beiden Hemisphären zu sprechen kommen und dann erfahren, wie bedeutungsvoll das Zusammenklingen der von verschiedenen Sinnesorganen aus gesammelten Anteile des Bewußtseinsvorganges zur Hervorbringung einer bestimmten Vorstellung ist. Es gesellt sich z. B. zum gehörten Wort der Begriff. Wir verbinden beispielsweise mit dem Wort Baum bestimmte optische Vorstellungen. Die Bezeichnung für „Baum“ in einer uns unbekannten Sprache vermag zunächst nichts weiter als eine bestimmte akustische Empfindung hervorzurufen.

---

[1]) Empfindung und Wahrnehmung stehen sich sehr nahe. Die letztere kann als eine in Verarbeitung begriffene Empfindung bezeichnet werden.

Unsere Aufgabe ist es nun, die Einrichtungen der einzelnen Sinnesorgane kennen zu lernen; ferner zu versuchen, uns ein Bild über die Einwirkung bestimmter energetischer Vorgänge auf bestimmte für diese vorbereitete Zellen (Sinneszellen) zu machen; klar zu stellen, in was sich der erregte vom unerregten Zustand einer Zelle und Nervenfaser unterscheidet und schließlich in die Geheimnisse einzudringen, die jene Vorgänge umgeben, die wir als Empfindung bezeichnet haben. Darüber hinaus möchten wir erfahren, was wir uns unter dem Erinnerungsvorgang vorzustellen haben. Es gibt in der ganzen Lehre der Funktionen unseres Organismus kein Gebiet, das in mehr als einer Hinsicht so große Schwierigkeiten darbietet, wie dasjenige der Sinnesphysiologie. Wir bewegen uns auf erträglich sicherem Boden, solange wir die Beziehungen des einzelnen Sinnesorganes zum adäquaten Reize betrachten, z. B. den Strahlengang im Auge verfolgen, sobald wir uns jedoch der Funktion des Erfolgsorganes, nämlich derjenigen der Sinneszentren zuwenden, beginnt ein in weitem Ausmaße unbekanntes Land, sofern wir genaue Antworten auf die Frage nach dem Wesen der einzelnen Vorgänge verlangen. Fast unübersehbar groß ist dabei die Fülle der Einzelbeobachtungen und bewundernswert, wie der Forschergeist unablässig bemüht ist, von verschiedenen Gesichtspunkten aus das noch vorhandene Dunkel zu durchdringen.

Schwierig ist schon die Beantwortung der Frage nach der Einteilung der Sinne! Wegleitend für ihr Vorhandensein ist in erster Linie die Empfindung[1]). Ihre Auslösung allein vermag jedoch nicht das ganze Gebiet der Sinnesfunktionen zu umfassen. So wissen wir, daß außerordentlich wichtige Einstellungsreaktionen, ohne daß eine entsprechende Empfindung zustande kommt, von Sinnesepithelien aus erfolgen, die im Labyrinth untergebracht sind, und die als Leitungsbahn den N. vestibularis besitzen. Man hat von einem statischen Sinn gesprochen. Man könnte auch einen Tonussinn annehmen, sofern man in Analogie mit der Regelung der Körperhaltung usw. vom statischen Sinn aus an die Wechselbeziehung zwischen Reiz und Tonuseinstellung der Muskulatur denkt. Wir würden von einem solchen Gesichtspunkte aus die Grenze zwischen Reflexvorgängen und solchen, bei denen Empfindungen das Charakteristische sind, verwischen. Ohne jeden Zweifel stehen sich beide Arten von Vorgängen in vieler Beziehung sehr nahe. Sie weisen viel Gemeinsames auf. Von besonderer Bedeutung ist, daß von allen Sinnesorganen bzw. von allen Reize aufnehmenden und mit Nervenbahnen in Verbindung stehenden Zellen aus Reflexvorgänge ausgelöst werden können, d. h. Reaktionen, wobei es nicht zu einem Empfindungsvorgang kommt. Dieser letztere wiederum ist von den gleichen Sinneszellen unter weitgehender Benutzung der gleichen Nervenbahnen auslösbar. Gelänge es die einzelnen Empfindungsarten scharf gegen einander abzugrenzen, wie das z. B. bei den durch das Sehorgan, das Gehörorgan, die Sinnesorgane der Haut usw. vermittelten Empfindungen der Fall ist, dann wäre ohne Zweifel die Einteilung der Sinne gegeben. Nun wissen wir jedoch, daß wir vielfach Mühe haben, Empfindungen gegen einander abzugrenzen. So ist es, trotzdem morphologisch eine in jeder Hinsicht — Bau des Aufnahmeapparates und

---

[1]) Vgl. hierzu z. B. *H. Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **11**. 245 (1901); **41**. 227 (1921); **42**. 1 (1922).

sein Sitz, Nervenbahn, Sitz des Empfindungszentrums — ganz scharfe Trennung vorhanden ist, häufig unklar, ob eine Geruchs- oder eine Geschmacksempfindung vorliegt. Erst dadurch, daß bei Verschluß der Nase eine bestimmte Empfindung ausbleibt, erhellt, daß eine Geruchsempfindung vorhanden ist. Offenbar handelt es sich bei diesen Sinnen um ein enges zentrales Zusammenwirken. Sie erfüllen beide in vieler Hinsicht gleiche Aufgaben. So bilden sie einen Schutz gegen Schädigungen. Gleichzeitig sind beide sehr eng mit Vorgängen verknüpft, welche die Verdauung beherrschen. Von beiden Sinnen werden z. B. Reflexvorgänge eingeleitet, welche die Sekretion von Verdauungsdrüsen regeln[1]). Wie außerordentlich schwierig es ist, einzelne Empfindungen gut abzugrenzen, das zeigt vor allem die Geschichte der Entdeckung einzelner Sinne mit Einschluß der durch sie ausgelösten besonderen Empfindungen. So sind Kälte- und Wärmesinn erst spät als gesonderte Sinne erkannt worden. Sicherlich sind beim Zustandekommen von Empfindungen bestimmter Art oft mehrere Sinne und damit mehrere Empfindungszentren beteiligt. Ferner spielen Erfahrungen bestimmter Art eine bedeutsame Rolle, d. h. Wahrnehmungen führen automatisch zu Verknüpfungen mit Vorstellungen. Immerhin muß es unser Bestreben bleiben, auf der einen Seite für jeden Sinn ein möglichst gut abgrenzbares morphologisches Substrat ausfindig zu machen und auf der anderen die einzelnen Empfindungsvorgänge in möglichst „reiner" Form aus Komplexen von solchen herauszuheben, um von ihnen aus zu einer klaren Einteilung der Sinne zu gelangen.

Unbefriedigend fällt auch der Versuch aus, die Sinne auf Grund des adäquaten Reizes für die in Frage kommenden Sinneszellen einzuteilen. Wir könnten z. B. versuchen, jene Sinne zusammenzufassen, die durch strahlende Energie in Funktion gesetzt werden. Unsere Kenntnisse der physikalischen Vorgänge reichen jedoch zur Zeit noch nicht aus, um angeben zu können, welcher besondere energetische Vorgang es ist, der die Riech- und Geschmackszellen in Erregung versetzt. Ferner können wir nicht an der schon Seite 9 hervorgehobenen Tatsache vorübergehen, daß nicht allein das besondere physikalische Geschehen maßgebend ist, das als Reiz wirkt, beobachten wir doch, daß ein und derselbe Vorgang, den Sinnesepithelzellen der Retina übertragen, zur Empfindung Licht führt, und bei Erregung solcher bestimmter Art der Haut die Empfindung Wärme vermittelt.

Einige Sinne heben sich ohne weiteres durch die Besonderheit der Aufnahmeeinrichtungen für den Reiz und die Art der von diesen aus vermittelten Empfindungen gegen einander ab. Es sind dies der Licht-, der Schall-, der Geruchs- und Geschmackssinn. Während diese vier Sinne in morphologischer und funktioneller Hinsicht seit sehr langer Zeit gut bekannt sind, hat die Erforschung der von der Haut und von tieferen Geweben (Muskeln, Sehnen, Faszien usw.) aus auslösbaren Empfindungen und Gefühle erst ganz allmählich zu einer Aufteilung in mehrere Sinne geführt. Neben Berührungs- und Druck- und Temperaturempfindungen und dem Schmerzgefühl unterscheiden wir jetzt noch Empfindungen der Lage, der Bewegung, der Schwere und des Widerstandes. Endlich ist erkannt worden, daß eine besonders bedeutungsvolle Rolle

[1]) Physiologie I, Vorlesung 4—6.

Empfindungsvorgänge spielen, an deren Zustandekommen mehrere Sinne beteiligt sind. Dazu gehören z. B. die Tastempfindungen.

Haben wir auf der einen Seite bei den mit Empfindungen verknüpften Vorgängen enge Beziehungen zu den Reflexen, so ergeben sich auf der anderen Seite ohne wirklich scharfe Grenze solche zu den Gefühlen. Wir haben ihrer schon S. 4 gedacht[1]). Sie unterscheiden sich von den Empfindungen vor allem dadurch, daß sie nicht mit Vorgängen der Außenwelt in direkte Beziehung gebracht, vielmehr auf solche bezogen werden, die sich in unserem Organismus abspielen. Die Art und Weise, wie wir einzelne Wahrnehmungen bezeichnen, kennzeichnet oft Empfindungen und Gefühle ganz scharf. Wir sagen z. B. es ist kalt und meinen damit, daß die uns umgebende Luft als kalt empfunden wird. Wir bringen aber auch zum Ausdruck: es ist mir kalt und beziehen dabei das Gefühl „kalt" nicht auf die Außenwelt.

Gefühle stellen zum Teil wichtige Regulatoren dar. Es gilt dies in erster Linie vom Hunger- und Durstgefühl, die beide im Dienste des Stoffwechsels stehen und zur Aufnahme von Nahrung anregen[2]). Sehr wichtig ist ferner das Gefühl des Harn-[3]) und des Stuhldrangs[4]). Von diesen Gefühlen aus wird die Entleerung der Harnblase und des Enddarmes geleitet. Der Umstand, daß es mit wenig Ausnahmen trotz eifrigster Bemühungen noch nicht gelungen ist, weder „Sitz" der genannten Gefühle, noch jene Stellen ausfindig zu machen, von denen aus sie ausgelöst werden, zeigt, wie wenig wir über jene Vorgänge unterrichtet sind, die ihnen zugrunde liegen. Beim Zustandekommen des Durstgefühles ist es naheliegend an eine Verarmung des Körpers an Wasser zu denken. Vor allem dürfte die Zusammensetzung des Blutes als Reiz in Frage kommen. Ferner liegt die Möglichkeit sehr nahe, daß sowohl Durst- als auch Hungergefühle in Zusammenhang mit jenen Zentren stehen, die wir im Zwischenhirn bei der Besprechung der Funktionen des sympathischen und parasympathischen Nervensystems kennen gelernt haben[5]). Wir sprachen von Zentren, die den Stoffwechsel beherrschen. Andere Gefühle sind: Wollust, Scham, Gefühl des Wohlbefindens, des Ekels, der Müdigkeit, der Erschöpfung, der Atemnot usw. Wir können bei allen diesen Gefühlen zur Zeit nur ihr Vorhandensein feststellen und Zusammenhängen mit bestimmtem Geschehen nachspüren, jedoch vermögen wir sie nicht genauer zu definieren, ja wir sind außerstande, sie zu schildern. Wir wissen, daß das Gefühl der Ermüdung nach körperlichen und auch geistigen Anstrengungen auftritt. Wir haben jedoch auch erfahren, daß nach Versagen der Nebennieren schon geringe körperliche Leistungen zum Gefühle der Ermüdung führen[6]). Es sind offenbar bestimmte Stoffe, die im Stoffwechsel bestimmter Zellen entstehen, die ihren Einfluß auf bestimmte zentrale Nervengebiete geltend machen, als deren Ausdruck dann bestimmte Gefühle auftreten. Es ist nun nicht möglich Empfindungen und Gefühle immer scharf zu trennen. Alle Empfindungen können mit Gefühlskomponenten verknüpft sein. Der Anblick eines Gegenstandes kann in uns Wohlbehagen, Mißbehagen, Freude, Trauer usw. auslösen. Es stellt sich eine bestimmte „Stimmung" ein. Sie

[1]) Vgl. die Anmerkung 1, S. 4. — [2]) Vgl. hierzu *Walter B. Cannon:* Bodily changes in pain, hunger, fear and rage. D. Appleton u. Cie., New-York and London 1923. — [3]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 19. — [4]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 3. — [5]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 21. — [6]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 13.

ist die Resultante bestimmter psychischer Vorgänge, die wir alle nicht genauer erfassen und festlegen können. Wir haben bereits erfahren, daß das sympathische und parasympathische Nervensystem in allen seinen Teilen in hervorragender Weise, ja vielleicht ausschließlich die Grundlagen für das schafft, was wir Stimmungen und Gemeingefühle nennen. Ärger, Zorn, Niedergeschlagenheit, Trauer usw. sind alles Bezeichnungen für bestimmte, vorherrschende Stimmungszustände, über deren Entstehung uns nichts Genaues bekannt ist. Gewaltig sind die Einwirkungen auf den gesamten Organismus, die der „Ausbruch" eines bestimmten Gefühles im Gefolge haben kann[1]). Es sei, um Beispiele zu nennen, auf die Begleiterscheinungen des Zornes, der Angst, des Ekels usw. hingewiesen, die wir schon früher geschildert haben. Sehr interessant ist auch, zu verfolgen, von welch mannigfaltigen Empfindungen aus bestimmte Gefühle ausgelöst sein können. Der Anblick bestimmter Dinge kann das Gefühl des Ekels zur Folge haben. Die gleiche Erscheinung kann von einer Geruchs- oder Geschmacksempfindung aus ausgelöst werden. Das erwähnte Gefühl kann in ganz verschiedenem Ausmaße auftreten und schließlich bis zum Erbrechen gesteigert sein. Ganz analoge körperliche Erscheinungen können auch vom Magen, zentral vom Brechzentrum usw. aus ausgelöst werden und ebenfalls mit dem Gefühl des Ekels oder doch verwandten Gefühlen verknüpft sein[2]).

Stehen wir einstweilen den Vorgängen, die das in unserem Organismus auslösen, was wir als Gefühle bezeichnen, noch recht hilflos gegenüber, sofern wir die Absicht haben, ihr Wesen zu ergründen, Lokalisationen ihrer Auslösung und ihres Auftretens vorzunehmen, so sind wir in mancher Beziehung bei der Feststellung dessen, was wir Empfindungen nennen, nicht besser daran. Die gewaltigen Lücken, die auf diesem ganzen Forschungsgebiete noch klaffen, sind ganz besonders fühlbar, weil es sich um Geschehnisse von grundlegendster Bedeutung handelt. Es wird dies sofort klar, wenn wir uns den folgenden Überlegungen zuwenden. Alle Erfahrung spricht dafür, daß das werdende Wesen vor der Geburt keinen Bewußtseinsinhalt übermittelt erhält. Weder sind Wahrnehmungen gemacht, noch Erinnerungen vorhanden. Erst in dem Augenblicke, in dem die Sinnesorgane beansprucht werden, erfolgt die Übermittlung von Erregungen, die jedoch auch erst dann zu Empfindungen führen können, wenn die betreffenden Zentren ausgebaut und für deren Verarbeitung eingestellt sind. Reflexbewegungen können beim Fötus in dem Augenblicke eintreten, in dem alle jene Anteile, die den Reflexbogen ausmachen, nebst dem Erfolgsorgan funktionstüchtig sind. Dieser Zustand wird ohne Zweifel lange Zeit, bevor die Empfindungszentren in Funktion sind, erreicht. Es ziehen durch die Pforten der Sinnesorgane fortlaufend Erregungen zu den entsprechenden Sinneszentren. Sind diese in Funktion, dann sind die Beziehungen zur Außenwelt geknüpft. Es kommt zu Empfindungen und im Anschluß daran zu Veränderungen bestimmter Gebiete des Zentralnervensystems, die sich in Form von Erinnerungen an bereits einmal Wahrgenommenes äußern. Immer mehr wird der Bewußtseinsinhalt erweitert. Es läßt sich die überragende Bedeutung der Sinnesorgane in Verbindung mit den zugehörigen Zentren für unser ganzes geistiges und seelisches Erleben nicht klarer und umfassender

[1]) Physiologie II, Vorlesung 21. — [2]) Physiologie I, Vorlesung 3.

als durch den Ausspruch des Philosophen *Locke* zum Ausdruck bringen: nihil est in intellectu, quod non antea fuerit in sensu (nichts findet sich in unserem Bewußtsein, was nicht durch das Tor der Sinne einzog). Wir werden später erfahren, daß die einzelnen Empfindungen und Erinnerungen nicht für sich innerhalb des gesamten Bewußtseinsinhaltes zur Geltung kommen und sich auswirken, vielmehr bestehen mannigfaltige Wechselbeziehungen zwischen den verschiedenartigsten Bewußtseinskomplexen. Dazu kommen dann noch jene Einwirkungen, die in so mannigfaltiger Weise durch jene Vorgänge vermittelt werden, die wir oben als Gefühle bezeichnet haben. Auch sie sind von Einfluß auf den Bewußtseinsinhalt.

Der Umstand, daß alles das, was sich in unserer geistigen Tätigkeit auswirkt, in letzter Linie von unserer Einstellung zur Umwelt abhängig ist, öffnet einer Flut von Fragestellungen die Tore. Es kann darüber kein Zweifel bestehen, daß die von den Sinnesorganen aus vermittelten Empfindungen nicht der objektive Ausdruck des Geschehens in der Außenwelt sind. Uns erscheint die Empfindung Licht in keiner Form als der Ausdruck von Schwingungen bestimmter Art. Das Aufleuchten einer Glühbirne oder das Ertönen einer Klingel vermag uns keine objektive Vorstellung von jener Energieart zu geben, die beide Vorgänge vermittelt. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß wir von der Außenwelt eine ganz andere Vorstellung haben würden, und unser Bewußtseinsinhalt ein ganz anderer wäre, wenn wir alle jene energetischen Vorgänge direkt wahrnehmen könnten, deren Kenntnis erst auf Umwegen durch Umwandlung in Energieformen und Vorgänge, für die unsere Sinnesorgane eingestellt sind, erworben worden ist. Es sei an die Entdeckung magnetischer und elektrischer Erscheinungen, an die Röntgenstrahlen usw. erinnert. Es ergibt sich ganz von selbst die Frage, welchen Wert Feststellungen haben können, die wir bei der Erforschung der Natur mit Hilfe unserer Sinnesorgane machen, von denen aus zentrale Vorgänge in den Empfindungszentren ausgelöst werden, die eine Übertragung uns — wenigstens zum Teil — bekannter Energieformen in eine uns unbekannte Art bedeuten, als deren Auswirkung in unserem Bewußtsein über den Vorgang der Empfindung eine bestimmte Vorstellung entsteht. Die Beantwortung dieser Frage ist vom Boden der naturwissenschaftlichen Forschung aus nicht möglich[1]). Wir müssen uns mit der Tatsache abfinden, daß unsere Empfindungen wegleitend für unsere ganzen Außenweltsvorstellungen und zugleich auch für unsere „Innenwelt“ sind. Trotz alledem bleibt für die Erforschung der Sinne, wie wir bald erfahren werden, vom rein naturwissenschaftlichen Standpunkte aus ein weites Feld erfolgreicher Tätigkeit. Wir werden erkennen, daß die Funktionen der Sinnesorgane von bestimmten Bedingungen abhängig sind und ferner vernehmen, daß die Empfindungen als solche in ihrer Art nicht untrügliche Ausdrucksformen für bestimmte Reize zu sein brauchen. Wir werden Sinnestäuschungen kennen lernen.

[1]) Hier reiht sich die philosophische Durchdringung des ganzen Problems an. Mit größter Bewunderung folgen wir dem, was Menschengeist auf dem Gebiete der Philosophie im Laufe der Jahrhunderte in fortlaufender Entwicklung geschaffen hat. Mit großem Nutzen auch für die naturwissenschaftliche Forschung nehmen wir teil an dem Ringen strenger Logik in der Erfassung alles dessen, was mit den höchsten Leistungen unseres Organismus zusammenhängt. Vgl. hierzu abgesehen von den Werken der Philosophen und insbesondere von *Imanuel Kant, Vaihinger* (Philosophie des als Ob.) u. a. *v. Kries:* Logik, Grundzüge einer kritischen und formalen Urteilslehre. Tübingen 1916.

Bietet, wie aus dem Mitgeteilten ohne weiteres hervorgeht, die Abgrenzung dessen, was wir als besondere Sinne bezeichnen dürfen, erhebliche Schwierigkeiten, so häufen sich diese weiterhin dadurch, daß es ganz unmöglich ist, die Befunde der „rein" physiologischen Erforschung der Sinne mit allem, was zu ihnen gehört, von den Ergebnissen jenes Arbeitsgebietes abzutrennen, das sich mit den psychischen Vorgängen befaßt, sind doch diese, wie wir bereits gesehen haben, direkt oder indirekt mit Vorgängen verknüpft, die von den Sinnesorganen aus eingeleitet werden. War einst die Psychologie eine Disziplin, die nur äußerst lose Verbindungen zur Physiologie mit ihrer rein naturwissenschaftlichen Einstellung hatte, so ist sie jetzt auf das innigste mit ihr nach Arbeitsmethoden, Fragestellungen usw. verknüpft. Die psychologische Forschung hat metaphysische Spekulationen ganz aus dem Bereich ihrer Ideenwelt verbannt. In engster Anlehnung an körperliches Geschehen versucht sie psychische Vorgänge zu ergründen. Physiologen und Psychologen forschen Hand in Hand. Die Ergebnisse beider Gebiete befruchten sich gegenseitig. Der Physiologe kann ohne gründliche Kenntnisse der Befunde psychologischer Forschung keine Sinnesphysiologie treiben, und umgekehrt ist für den Psychologen diese das Fundament seiner experimentellen Arbeit. Aber nicht nur derjenige, der sich mit Problemen der Sinnesphysiologie in irgend einer Form befaßt, bedarf als Rüstzeug Kenntnisse der Befunde psychologischer Forschung, vielmehr muß jeder Naturforscher sie sich zu eigen machen, denn er stellt Beobachtungen mittels seiner Sinnesorgane an und bedarf zur Abschätzung des Wertes seiner Feststellungen auf der einen Seite der Kenntnis der Leistungsfähigkeit des in Frage kommenden Sinnesorganes als solchem und auf der anderen Seite darüber hinaus Einblick in die „psychische" Verarbeitung der durch Auslösung bestimmter Empfindungen ins Mitklingen versetzten Vorstellungen — anknüpfend an Erinnerungen. Wir werden uns bei der Darstellung der Funktionen der Sinnesorgane und der mit ihnen verknüpften Systeme an gewisse Grenzen halten müssen, möchten jedoch mit allem Nachdruck darauf hinweisen, von welch umfassender Bedeutung das Studium der Psychologie in der jetzigen Ausgestaltung zum Verständnis der Leistungen unserer Sinne ist[1]).

[1]) Vgl. *Th. Ziehen:* Leitfaden der physiologischen Psychologie. Gustav Fischer, 12. Aufl., Jena 1924; Erkenntnistheorie auf psycho-physiologischer und physikalischer Grundlage. G. Fischer, Jena 1913. — *Wundt:* Grundzüge der physiologischen Psychologie. 15. Aufl. A. Kröner, Leipzig 1922. — Vgl. auch *E. Mach:* Die Analyse d. Empfindungen u. das Verhältnis des Physischen zum Psychischen. 8. Aufl. G. Fischer, Jena 1919. — *R. Pauli:* Über psychische Gesetzmäßigkeit, insbesondere über das *Weber*sche Gesetz. G. Fischer, Jena 1920.

Vorlesung 2.

Erscheinungen, die allen Sinnen zukommen. Schwellenreiz, Unterschiedsschwelle. Die Webersche Regel. Bedeutung des Zustandes des Sinnesepithels für dessen Erregbarkeit (Adaptation). Exzentrische Projektion der Empfindungen bzw. Wahrnehmungen.

Überblicken wir das, was wir bis jetzt über die Bedeutung der Sinnesorgane kennen gelernt haben, dann entrollt sich ein unendlich mannigfaltiges Bild vor uns. Unausgesetzt stehen sie im Dienste der Regelung mannigfacher Vorgänge, wobei diese vielfach nicht in den Kreis unseres Bewußtseins treten. Es sei an die mannigfaltigen Reflexe erinnert, die die Arbeit der Drüsen und die Bewegung der gesamten glatten Muskulatur in feinster Weise abgestuft beeinflussen. Dabei sind die mannigfachsten Sinnesorgane Aufnahmestellen für die Einleitung der Erregungen. Dazu kommen dann zahlreiche Reflexvorgänge, die in Prozesse eingreifen, die jederzeit auch mit unserem Bewußtsein verknüpft sein können, jedoch in durchaus geregelter Weise auch ohne seine Beteiligung verlaufen. Es sei an die Reaktionen des Organismus auf Gleichgewichtsstörungen hingewiesen, auf die Funktionen des Gehens und Stehens. Schließlich kommen wir zu Leistungen des Organismus, bei denen es oft recht schwer ist, zu entscheiden, ob bewußte oder unbewußte Vorgänge vorliegen bis zu jenen, bei denen die Verhältnisse vollkommen klar liegen. Man hat, um die eben erwähnte Unsicherheit zu verdecken, dem eigentlichen Bewußtsein ein Unterbewußtsein zur Seite gestellt. Wir können uns darunter nichts Rechtes vorstellen. Es kämpfen zwei Meinungen um ihre Herrschaft. Auf der einen Seite werden Vorgänge, die den Reflexvorgängen entsprechen, in immer höher gelegene Anteile des Zentralnervensystems hineinverlegt, und auf der anderen wird der Versuch unternommen, dem Bewußtseinsvorgang tiefere Gebiete desselben, wie Thalamus usw., zuzuteilen. Daraus erhellt, daß die Abgrenzung von Reflexvorgang und bewußtem Vorgang nicht ohne weiteres gegeben ist. In der Tat liegen beiden Prozessen ohne Zweifel in weitem Ausmaße entsprechende Vorgänge zugrunde. Im Falle der Empfindung kommt jedoch etwas dem Reflexvorgang Fehlendes hinzu; im übrigen dürften jedoch im Prinzip der Reizaufnahme, der Reizzuleitung, der Übertragung der Erregung auf den Empfangsapparat, ihrer eventuellen Weitergabe auf motorische Gebiete gleiche Grundvorgänge zugrunde liegen, wie wenn es ohne Zustandekommen einer Empfindung

zur Auslösung einer motorischen Reaktion, eingeleitet durch den Reiz eines Sinnesorganes, kommt.

Aus dem eben Dargelegten ergibt sich ganz von selbst der Weg, den wir zu beschreiten haben, um die Funktion eines jeden einzelnen Sinnesorganes mit den mit ihm verknüpften Systemen zusammen kennen zu lernen. Gemeinsam ist für die Reflexvorgänge und die mit Empfindungen verknüpften Prozesse die Tätigkeit des Sinnesorganes, das Problem der Erregung und der Erregungsleitung. Bei den ersteren interessiert uns in jedem Falle zunächst neben dem Reiz aufnehmenden Apparat die Reflexbahn mit Einschluß der Zwischen- und Umschaltestationen und deren Beziehung zum Erfolgsorgan. Bei den mit Empfindungen verknüpften Vorgängen fesselt unser Interesse in jedem Falle der Sitz des „Empfindungsorganes" und seine besondere Funktion. Dazu kommt dann, wie wir schon S. 14 erfahren haben, das Organ der Erinnerung, der Vorstellungsbildung, und endlich interessieren uns jene Einrichtungen, die zu Handlungen führen. Obwohl die Verhältnisse bei den Vorgängen, die mit Empfindungen verknüpft sind, naturgemäß verwickelter liegen, als bei den reinen Reflexvorgängen, wollen wir dennoch mit jenen beginnen. Wir werden dabei die ganzen in Frage kommenden Nervenbahnen mit ihren Beziehungen zu bestimmten Zentren kennen lernen und dann um so leichter den Reflexbahnen folgen können.

Bevor wir uns mit den einzelnen Sinnen bzw. Empfindungen beschäftigen, wollen wir uns die Frage vorlegen, ob nicht die Möglichkeit besteht, bestimmte, ihnen allen gemeinsame Erscheinungen herauszuheben. Ist das der Fall, dann erleichtert uns ihre gemeinschaftliche Betrachtung die Erkennung der für die einzelnen Sinne besonderen Vorgänge. Es ergeben sich nun in der Tat beim Studium der Funktionen jedes einzelnen Sinnesorganes und seiner anschließenden Teile sich gleichbleibende, grundlegende Fragestellungen. Hierzu gehört als erste Frage: ist zur Auslösung einer Erregung mit anschließendem Erfolg — beim Reflex einer Tätigkeit des Erfolgsorganes, im anderen Fall Auftreten einer Empfindung — eine bestimmte Reizstärke erforderlich, oder aber genügt jede Einwirkung einer bestimmten Energieform. Es sei vorausgeschickt, daß wir bei den nachfolgenden Erörterungen nur die für das einzelne Sinnesorgan bzw. die einzelne Sinneszelle adäquaten Reize berücksichtigen werden. Die einfache Beobachtung zeigt, daß nicht jeder Reiz Erfolg hat. Nehmen wir ein einfaches Beispiel. In einem dunkeln Raume bieten wir dem Auge eine Lichtquelle dar. Die betreffende Versuchsperson muß angeben, ob sie diese erkennt. Wir wollen annehmen, daß die Lichtintensität eine sehr geringe und die Wahrnehmung der Lichtquelle nicht möglich sei. Wir verstärken sie, bis das Vorhandensein von Licht erkannt wird. Schwächen wir die Lichtintensität wieder ab, dann erscheinen uns im dunklen Raum wiederum alle Anteile einheitlich schwarz, d. h. unser Auge vermag mit seinem Sinnesepithel uns keine Kunde darüber zu vermitteln, ob im Raume eine Lichtquelle vorhanden ist oder nicht. Es ist eine bestimmte Lichtintensität notwendig, damit es zur Auslösung einer Erregung kommt. Wir sprechen ganz allgemein von einem Reiz, der die Schwelle erreicht hat (Schwellenreiz). Reize, die unter ihr liegen, werden als unterschwellige und sie übersteigende überschwellige Reize genannt. Es spielt somit für die einzelne Sinneszelle

neben der Qualität auch die Quantität der Energiezufuhr eine bedeutsame Rolle. Genau so wie beim Gesichtssinn liegen die Verhältnisse bei den anderen Sinnen. Es muß z. B. ein Ton, damit er gehört wird, eine bestimmte Intensität aufweisen. Er kann so leise zur Darstellung kommen, daß er nicht wahrgenommen wird. Verstärken wir ihn mehr und mehr, dann kommt der Moment, in dem er erkannt wird. Eine Berührung kann so schwach sein, daß sie keine Empfindung auslöst.

Es sei gleich hier angeführt, daß die Reizschwelle für die einzelnen Sinne durchaus keine gegebene Größe ist, vielmehr spielt der Zustand der den Reiz aufnehmenden Zellen eine ausschlaggebende Rolle. Es kommt dies ganz besonders deutlich beim Gesichtssinn zum Ausdruck. Wir können hier an eine allgemein bekannte Erfahrung anknüpfen. Haben wir uns einige Zeit im Hellen aufgehalten, und betreten wir dann einen dunkeln Raum, dann vermögen wir zunächst nichts zu unterscheiden. Erst nach und nach bemerken wir in ihm vorhandene Gegenstände. Ihre Erkennung wird mit der Dauer des Aufenthaltes im lichtarmen Raume bis zu einer gewissen Grenze immer deutlicher. Wir werden auf diesen außerordentlich wichtigen Anpassungsvorgang an vorhandene Bedingungen der Außenwelt noch eingehend zurückkommen.

Betrachten wir das Problem der Reizschwelle etwas genauer, so erkennen wir, daß es nicht so einfach liegt, wie wir es eben dargestellt haben. Bleiben wir beim ersten Beispiel der eben möglichen Erkennung einer Lichtquelle. Wir können diesen Versuch so ausführen, daß die Versuchsperson zeitlich unbeschränkt den Versuch unternimmt, an einem ihr bezeichneten Orte z. B. einen beleuchteten Spalt zu erkennen. Wir können aber auch feststellen, wie lange Licht von bestimmter Intensität, von der wir wissen, daß der Schwellenwert erreicht oder eventuell überschritten ist, dem Auge dargeboten werden muß, um erkannt zu werden. Genau ebenso können wir eine Berührung oder einen Ton in der Wirkung zeitlich beschränken.

Wählen wir an Stelle von weißem Licht farbiges, dann kommt eine weitere Schwelle hinzu, indem bei seiner Darbietung unter Verstärkung der Intensität von Null bis zu jenem Grade, bei dem eben gerade angegeben wird, daß eine Lichtempfindung erfolgt, zunächst farbloses Licht zur Wahrnehmung gelangt. Erst nach weiterer Zunahme der Lichtintensität erkennt die Versuchsperson die Farbe. Man hat zur Unterscheidung der genannten beiden Schwellen von einem generellen (allgemeinen) und einem spezifischen (speziellen) Schwellenwert gesprochen[1]). Mit dem letzteren Ausdruck ist im genannten Beispiel die Wahrnehmung der Farbe gemeint und mit dem ersteren die erste Wahrnehmung einer Lichtempfindung.

Wird ein Reiz über den Schwellenwert hinaus gesteigert, dann zeigen die Empfindungen Zunahmen an Intensität. Schließlich wird eine Grenze erreicht, über die hinaus eine weitere Steigerung nicht möglich ist. Die Verfolgung der quantitativen Beziehungen zwischen Reizgröße und „Stärke“ der Empfindung führte, da uns leider jedes absolute Maß zur Feststellung der Intensität von Empfindungen fehlt, und wir

---

[1]) Vgl. hierzu *J. v. Kries,* im Handbuch der Physiologie des Menschen (herausgegeben von W. Nagel). 3. 19. Friedrich Vieweg & Sohn, Braunschweig 1905.

nur imstande sind, beim Vergleich von solchen Unterschiede abzuschätzen, zur Feststellung sogenannter Unterschiedsschwellen. Es zeigte sich zunächst, daß nicht jeder Reizzuwachs zur Wahrnehmung gelangt, vielmehr muß dieser eine bestimmte Größe besitzen. Hierbei wurden Beobachtungen von grundlegender Bedeutung gemacht. Ein Beispiel möge das belegen. Man setzt z. B. auf die Haut des Handrückens ein bestimmtes Gewicht auf. Selbstverständlich muß der dadurch bedingte Reiz mindestens Schwellenwert haben. Wir wollen annehmen, die Haut werde mit 14 *g* belastet. Nun wird das Gewicht unter peinlich genauer Innehaltung der gleichen Versuchsbedingungen[1]) (gleich große Fläche der berührten Haut unter Beibehaltung der gleichen Stelle; gleiche Dauer des Belassens des Gewichtes auf der Haut) vermehrt. Die Versuchsperson muß bei Ausschaltung anderer Möglichkeiten der Wahrnehmung (Gesichtssinn!) angeben, wann sie zum erstenmal die Empfindung eines Gewichtszuwachses, d. h. einer stärkeren Druckeinwirkung hat. Ein derartiger Versuch ergab, daß erst bei Zugabe von einem Gramm ein Unterschied wahrgenommen wurde. Damit war die Unterschiedsschwelle bei dem erwähnten Anfangsreiz (14 *g*) erreicht. Nunmehr wurden 28 *g* aufgelegt. Jetzt wurde erst bei 30 *g* eine Gewichtsvermehrung erkannt. Ferner wurden 56 und 60 *g* unterschieden.

Die mitgeteilte Beobachtung zeigt zunächst ganz allgemein, daß derjenige Reizzuwachs, dem eine eben wahrnehmbare Änderung in der Empfindung entspricht, keine konstante Größe darstellt, vielmehr besteht eine Abhängigkeit vom vorausgegangenen Reiz. Je größer dieser ist, um so größer muß der Reizzuwachs sein, um wahrgenommen zu werden. Mit dieser allgemeinen Feststellung, die nicht nur für den angeführten Spezialfall des Drucksinns zutrifft, sondern ganz allgemeine Bedeutung für alle Sinne hat, konnte man sich nicht zufrieden geben, vielmehr bemühte man sich, genauere Beziehungen zwischen Ausgangsreiz und erforderlicher Reizzunahme bis zum eintretenden Empfindungszuwachs herzustellen. Man hat (innerhalb eines mittleren — in Wirklichkeit wahrscheinlich viel ausgedehnteren Bezirkes, als allgemein angenommen wird, — Bereiches von Intensitäten) die Beziehung $\frac{dR}{R} = k$ gefunden. In dieser Formel bedeutet R den vorhandenen Reiz und d R den Reizzuwachs. *E. H. Weber*[2]), dem wir die erwähnten Beobachtungen verdanken, brachte seine am oben erwähnten Beispiel gemachten Befunde in folgende Form: die eben bemerkbaren absoluten Reizunterschiede sind nicht gleich, vielmehr wachsen sie proportional den Reizintensitäten: vergleiche hierzu die im Beispiel genannten Beziehungen 14 : 15; 28 : 30; 56 : 60 = Unterschiedsswelle 1 : 2 : 4. Man kann die erwähnte Formulierung dieser

[1]) Wie außerordentlich schwierig es ist, die Versuchsanordnung so zu treffen, daß nicht Fehlerquellen Tür und Tor geöffnet werden, ergibt sich aus den zahlreichen sich widersprechenden Ergebnissen von an sich gleichartigen Versuchen, die in der Literatur niedergelegt sind. Vgl. z. B. *G. M. Stratton: Wundts* philosoph. Studien. **12**. 524 (1896). — *K. Hansen:* Z. f. Biol. **73**. 167 (1921). — *R. Pauli* und *A. Wenzl:* Arch. f. d. gesamte Psychologie. **51**. 399 (1925). Hier findet sich weitere Literatur. — [2]) *E. H. Weber:* Tastsinn und Gemeingefühl. *Wagners* Handwörterbuch der Physiologie. **3**. 2 (1846). — Vgl. weitere Literatur bei *G. E. Müller:* Psychophysik. 1878; Ergebnisse der Physiologie. II. (2). 267 (1903).

Beziehungen auch, wie folgt, ausdrücken: die relativen Unterschiedsschwellen sind unabhängig von den absoluten Reizgrößen konstant. Es wird dies sofort klar, wenn wir in die obige Formel die entsprechenden Werte einsetzen: $\frac{1}{14}$; $\frac{2}{28}$; $\frac{4}{56}$[1]).

Die erwähnte Feststellung, genannt *Weber*sches Gesetz (besser spricht man von einer Regel), hat den Ausgangspunkt für zahlreiche Fragestellungen ergeben. Die Tatsache allein, daß Beziehungen zwischen Reizgröße und wahrnehmbarem Reizzuwachs vorhanden sind, vermag uns nicht zu befriedigen. Wir wollen ergründen, worauf der erwähnte Befund zurückzuführen ist. Wir haben es mit folgenden Anteilen zu tun. Einmal besteht der äußere Reiz. Er wirkt auf bestimmte Sinneszellen. Diese stehen mit Nervenfasern in Verbindung, in denen die Erregung den in Frage kommenden Bezirken des Empfindungszentrums zugeleitet wird. Die sich geltend machende Empfindung muß in Beziehung zu der durch den vorausgegangenen Reiz hervorgebrachten Empfindung gebracht werden. Nur dadurch kann die Feststellung einer unterschiedlichen Wahrnehmung zustande kommen. Überlegen wir uns, auf welche Art und Weise ein vorausgegangener Reiz in seiner Größe bestimmend für den zur Wahrnehmung eines Unterschiedes erforderlichen Reizzuwachs sein kann, dann scheidet eine Vorstellung, die man sich a priori über Beziehungen zwischen Reiz-, Erregungszustands- und Empfindungsgröße zurecht legen könnte, ohne weiteres aus; es ist dies die Annahme einer Proportionalität zwischen jenen Größen. Wäre sie vorhanden, dann bliebe die *Weber*sche Regel unverständlich[2]). Sie setzt ohne weiteres voraus, daß mindestens zwei der genannten Größen in einem anderen Verhältnis zu einander stehen[3]). Wir

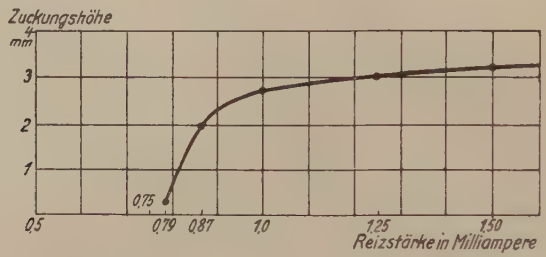
---

[1]) *Fechner* (Elemente der Psychophysik. Leipzig 1816; Revision der Hauptpunkte der Psychophysik. Leipzig 1882) hat der von *E. H. Weber* gegebenen Fassung des Ergebnisses seiner Beobachtungen eine andere Form gegeben. Er geht von der Annahme aus, daß die dem gerade bemerkbaren Reizzuwachs entsprechenden Steigerungen der Empfindung als gleich betrachtet werden können. Es kann dann $dE = k \cdot \frac{dR}{R}$ gesetzt werden. In dieser Formel bedeutet dR den eben wahrnehmbaren Reizzuwachs zum Anfangsreiz R und dE den Empfindungszuwachs. Die letztere Größe wird von *Fechner* als stets gleich groß betrachtet, d. h. im obigen Beispiel bedingt ein Reizzuwachs von 14 zu 15 *g*, von 28 zu 30 *g*, von 56 zu 60 *g* usw. stets den gleichen Empfindungszuwachs. Wir wollen an dieser Stelle auf den Versuch *Fechner*s, die *Weber*sche Regel in eine andere Fassung zu bringen, und zwar ausgehend vom zentralen Vorgang der Empfindung, nur hinweisen und nicht näher auf ihn und die daran geknüpften Schlußfolgerungen eingehen, weil das ganze von *Fechner* errichtete Ideengebäude mit der Richtigkeit bzw. Unrichtigkeit der Annahme gleichen Empfindungszuwachses trotz ganz verschiedener Reizstärken steht und fällt. Würden wir über ein absolutes Maß zur Feststellung von Empfindungsintensitäten verfügen, dann wäre die Bedeutung des psychophysischen Gesetzes von *Fechner* schon längst endgültig abgeschätzt. — [2]) Einer der einfachsten Versuche, um darzutun, daß keine Proportionalität zwischen Reizstärke und Empfindungsintensität vorhanden ist, ist der folgende. Wir betrachten ein in größerer Entfernung befindliches Licht und vermindern dann den Abstand vom beobachtenden Auge. Wir haben die Empfindung, daß die Lichtintensität zunächst rasch zunimmt. Bei weiterer Annäherung scheint sie immer langsamer anzusteigen. Während der objektive Befund — die Lichtstärke nimmt umgekehrt proportional dem Quadrat der Entfernung ab — eine zuerst langsam und dann rascher zunehmende Kurve der Reizstärke ergibt, haben wir subjektiv in Gestalt der entsprechenden Empfindung einen ganz anderen Verlauf der Kurve ihrer Intensität. — [3]) Vgl. hierzu *R. Pauli:* Über psychische Gesetzmäßigkeiten, insbesondere über das *Weber*sche Gesetz. Gustav Fischer, Jena 1920.

erkennen aus dieser Überlegung, daß selbst dann, wenn die *Weber*sche Regel nicht die umfassende Bedeutung haben sollte, die ihr vielfach zuerkannt worden ist, sie dennoch von grundlegender Bedeutung für das Problem der Wechselbeziehung zwischen Reiz und peripherer und damit sicherlich auch zentraler Erregung ist.

Es sei gleich vorausgeschickt, daß es zurzeit nicht möglich ist, die Frage zu entscheiden, ob die *Weber*sche Regel der Ausdruck für Vorgänge ist, die zu den „objektiven" gehören oder aber, ob die Empfindung als subjektiver Ausdruck eines solchen Prozesses allein maßgebend für die Beurteilung des Reizzuwachses ist. Mit anderen Worten ausgedrückt: wird die Abhängigkeit der Wahrnehmung eines Reizzuwachses von der Intensität des vorausgegangenen Reizes durch das Wesen des durch den Reiz bedingten Erregungsvorganges bedingt, oder aber sind es psychische Momente, die in Frage kommen? Auch diese werden gewiß in letzter Linie durch objektive Vorgänge in den erregten Empfindungszentren hervorgerufen. Die Zahl der möglichen Erklärungen für das Zustandekommen jener Vorgänge, für die die *Weber*sche Regel den Ausdruck ihres Erfolges darstellt,

Abb. 1.



ist sehr groß. Wir wollen an dieser Stelle davon absehen, der Möglichkeiten einer psychologischen oder psychophysischen Deutung der hier in Frage stehenden Befunde zu gedenken und uns jenen Erklärungsversuchen zuwenden, die sich auf Vorgänge stützen, die in den peripheren Teilen des ganzen Systems „Sinneszelle-Nervenbahn-Empfindungszentrum" erkennbar sind.

Wir sind, wie wir im Laufe unserer Vorlesungen wiederholt erfahren haben — vergleiche z. B. die den Erregungsvorgang im Herzen begleitenden elektromotorischen Erscheinungen (Elektrokardiogramm)[1] — in der glücklichen Lage dem Erregungsvorgang zu folgen[2]. Einerseits gibt uns der Verlauf der mit ihm verknüpften elektromotorischen Erscheinungen einen Anhaltspunkt über die Beziehungen zwischen Reizgröße und Erregungsverlauf. Ferner können wir auch am Erfolgsorgan entsprechende Beobachtungen machen. Reizen wir z. B. einen Muskel vom Nerven aus, dann bemerken wir, daß nicht jede Reizgröße ausreicht, um ihn zur Verkürzung zu bringen. Steigern wir den Reiz, dann erreichen wir den Schwellenreiz. Eine gerade eben sichtbare Reaktion des Muskelgewebes

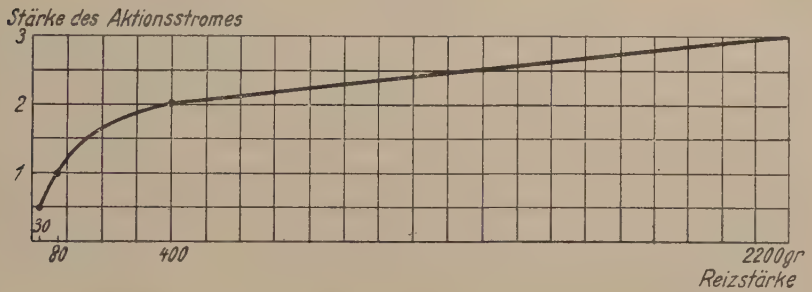
[1]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 10. — [2]) Vgl. über die ersten Feststellungen des Auftretens von Aktionsströmen in Sinnesnerven (N. opticus) nach adäquater Reizung: *W. Kühne* und *J. Steiner:* Untersuch. aus dem physiol. Institut zu Heidelberg. IV. 125 (1881). — Vgl. ferner *S. Fuchs: Pflügers* Arch. 59. 454 (1895).

zeigt uns den ersten Erfolg des Reizes an. Verstärken wir den Reiz, d. h. gehen wir zu überschwelligen Reizen über, dann wächst die Kontraktionsgröße des Muskels bis zu einer bestimmten Grenze mit der Reizgröße, jedoch zeigt sich keine Proportionalität zwischen beiden, vielmehr nimmt mit steigender Reizgröße sein Erfolg mehr und mehr ab, bis er dann schließlich überhaupt keine weitere Steigerung erfährt. Wir erkennen aus dieser Beobachtung, daß die Erregung im Nerven mit vom Schwellenreiz aus ansteigender Reizgröße zuerst schnell und dann immer langsamer zunimmt.

Eine ganz entsprechende Beobachtung liegt auch über die Beziehung des bei Belichtung der Netzhaut auftretenden Aktionsstromes zur Reizstärke, d. h. zur Intensität der Belichtung vor[1]). Es zeigte sich, daß mit zunehmender Belichtungsstärke in der Netzhaut die elektromotorische Kraft zunächst schnell und dann immer langsamer anwächst, bis schließlich ein Maximum erreicht wird.

Schon früher war ein gleiches Ergebnis, wie wir es eben für die Netzhaut geschildert haben, für Hautsinnesnerven, und zwar im Anschluß an zunehmende Druckreize gefunden worden[2]).

Abb. 2.



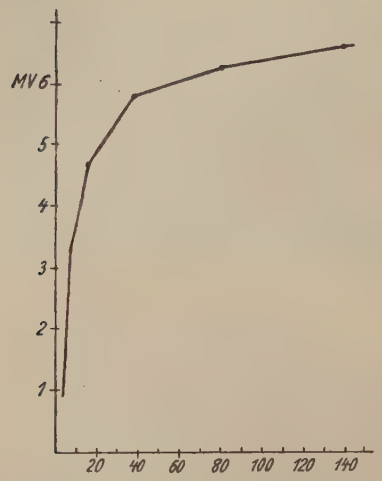
Am besten erkennt man das eben Dargelegte an Hand von Kurven. In Abb. 1 ist der Verlauf einer „Zuckungskurve" eines Muskels, der mit ansteigenden Reizen vom Nerven aus erregt wurde, dargestellt. Auf der Ordinate sind die Zuckungshöhen und auf der Abszisse die Reizstärken aufgetragen. In Abb. 2[3]) ist der Verlauf der Aktionsströme in Abhängigkeit von der Reizstärke bei Reizung von Hautsinnesnerven und in Abb. 3[4]), S. 28, bei derjenigen des Sinnesepithels der Netzhaut wiedergegeben. Auf der Ordinate sind in beiden Abbildungen die elektromotorischen Kräfte und auf der Abszisse die Reizstärken aufgetragen. Man erkennt in allen drei angeführten Fällen ohne weiteres aus dem Verlauf der Kurven, daß zur Erzielung des gleich großen Zuwachses in der Verkürzungsgröße des Muskels bzw. der elektromotorischen Kraft in Sinnesnerven bzw. Sinneszellen fortlaufend mit der Zunahme der Reizgröße immer größere Reizintensitäten zur Anwendung kommen müssen. Das gleiche Ergebnis können wir auch aus Abb. 4[5]), S. 28,

[1]) Vgl. *A. D. Waller:* Brain. 209 (1895). — *Friedr. W. Fröhlich:* Grundzüge einer Lehre vom Licht- und Farbensinn. Gustav Fischer, Jena 1921. — [2]) *E. Steinach:* *Pflügers* Arch. **63**. 495 (1896). — Vgl. auch *H. Ebbinghaus:* Über das Gedächtnis. Leipzig 1885. — *A. Leontowitsch:* Z. f. Sinnesphysiol. **43**. 17 (1908). — [3]) Entnommen: *R. Pauli:* l. c. Zitat 1. S. 20, S. 22. — [4]) Entnommen: *Friedr. W. Fröhlich:* Grundzüge einer Lehre vom Licht- und Farbensinn. S. 15. Gustav Fischer, Jena 1921. — [5]) Entnommen: *Th. Ziehen:* Leitfaden der physiol. Psychologie. 12. Aufl. S. 56. Gustav Fischer, Jena 1924.

ablesen, in der auf der Abszisse die äußeren Reize (R_1 usw.) und auf der Ordinate die Empfindungsintensitäten eingetragen sind. Man erkennt, wie von der Reizschwelle (R_{11}) aus die Kurve zunächst steil und dann immer langsamer ansteigt.

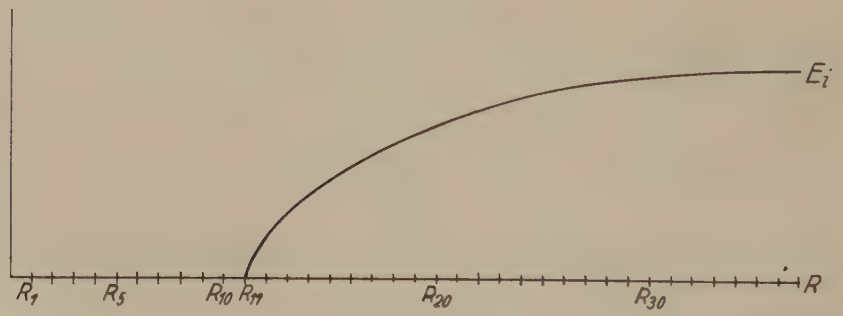
Diese Hinweise mögen genügen, um darzutun, in welcher Richtung sich jene Vorstellungen bewegen, welche die Beobachtungen *Webers* auf Grund einer Beeinflussung des Erregungsvorganges in dem geschilderten Sinne zu erklären versuchen. Gehen wir von einem schwächeren Reiz — es ist selbstverständlich, daß er mindestens Schwellenwert haben muß — aus, dann bewirkt die Zunahme seiner Stärke zunächst einen raschen Anstieg im Erregungsvorgang. Daher kommt es, daß ein geringerer Reizzuwachs wahrgenommen wird, als wenn der zweite Reiz einem stärkeren folgt. Bis dann der gleich große Erregungszuwachs hervorgebracht ist, der zur Wahrnehmung eines Reizzuwachses notwendig ist, ist ein entsprechend gesteigerter Reiz erforderlich. Von diesen Gesichtspunkten aus erscheint uns die *Webers*che Regel als der Ausdruck einer ganz allgemeinen Eigenschaft sämtlicher protoplasmatischer Gebilde, und zwar in der Beziehung des Verlaufs des Erregungsvorganges zur Reizgröße. Betrachten wir die in Abb. 1—4 wiedergegebenen

Abb. 3.



Darstellung der Beziehung zwischen Reizstärke und elektromotorischer Kraft der Aktionsströme des Cephalopodenauges. Auf der Abszisse sind die Reizstärken aufgetragen und auf der Ordinate findet sich die elektrische Kraft der Aktionsströme in Millivolt aufgezeichnet.

Abb. 4.



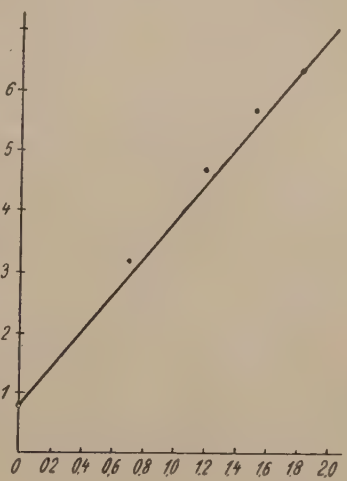
Kurven, dann erkennen wir, daß sie annähernd logarithmische darstellen. Es geht dies ohne weiteres aus Abb. 5[1]) hervor, in der die in Abb. 3 wiedergegebene Kurve, wie folgt, dargestellt ist. Es sind auf der Abszisse die Logarithmen der Reizintensitäten und auf der Ordinate die

[1]) Entnommen: *Friedr. W. Fröhlich:* l. c. S. 15.

elektromotorischen Kräfte der Aktionsströme in Millivolt aufgetragen. Es ergibt sich nahezu eine Gerade. (Vergleiche die in der Abb. 5 eingetragenen . ., die jene Punkte angeben, die den erhobenen Befunden entsprechen. Sie liegen in unmittelbarer Nähe der Geraden oder aber fallen mit ihr zusammen.)

Es hat nicht an Bemühungen gefehlt, die hier kurz skizzierten Beobachtungen allgemeiner Natur über die Beziehungen zwischen der Größe des Erfolges — sei es nun Sekretion bei einer Drüse oder Kontraktion eines Muskels oder Auslösung einer Empfindung oder noch allgemeiner: Reaktion einer Zelle irgend welcher Art — und zunehmender Reizgröße durch deren Ausdehnung auf ein möglichst mannigfaltiges Material zu erweitern und zugleich für die *Weber*sche Regel eine noch strengere Fassung zu finden[1]). Leider halten vielfach die ausgeführten Versuche einer strengen Kritik nicht stand. Es dürfte sich mehr empfehlen, das Beobachtungsmaterial unter strengster Innehaltung geeigneter Bedingungen zu vermehren, als einstweilen darüber zu diskutieren, ob diese oder jene Auffassung die bisher vorliegenden Befunde besser erklärt. Es liegt bei allen Feststellungen, die mit psychischen Vorgängen verknüpft sind, die Gefahr der Überwertung von Spekulationen vor, während wir verlangen müssen, daß eine Angliederung jener Vorgänge, die in Form von Empfindungen und Vorstellungen aller Art mit Bewußtseinswerten verankert sind, an solche, die ohne diese verlaufen, soweit als nur möglich auf dem Wege naturwissenschaftlicher Forschungsmethoden erfolgt. Es muß unser Bestreben sein, von den psychischen Vorgängen einen immer größeren Teil in Beziehungen zu solchen zu bringen, wie wir sie in den übrigen Lebensprozessen unserer Zellenwelt anzutreffen gewohnt sind. Es gab eine Zeit, in der es für ausgeschlossen galt, daß in der belebten Welt und der unbelebten gleiche Vorgänge von grundlegender Bedeutung anzutreffen seien. Man glaubte, eine besondere Lebenskraft annehmen zu müssen. Im Laufe der Zeit kam die Erkenntnis, daß dieselben Kräfte, die sich in der unbelebten Natur geltend machen, auch in Zellen und Organismen ihre Wirkung entfalten. Immer mehr wurde die sagenhafte Lebenskraft zurückgedrängt. Wir können zwar auch heute noch nicht ausschließen, daß bei Lebensvorgängen Energieverwandlungen stattfinden, die uns bisher unbe-

Abb. 5.

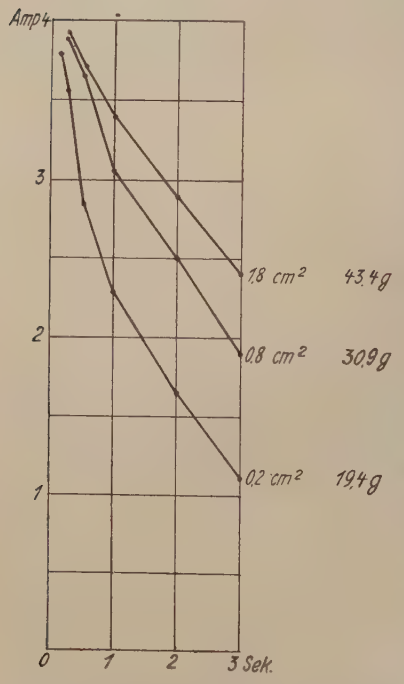


[1]) Vgl. hierzu *J. K. A. Wertheim-Salomonson* und *G. J. Schout: Pflüger*s Arch. **105**. 389 (1904). — *A. Lehmann:* Grundzüge der Psychophysiologie. Leipzig 1912. — *H. K. Schjelderup:* Z. f. Psychol. **80** (1918). — *A. Pütter: Pflüger*s Arch. **171**. 201, 230, 251 (1918). — *E. Lasareff: Pflüger*s Arch. **194**. 293 (1922). — *W. Köhler:* Psycholog. Forschungen. **4** (1923). — Vgl. vor allem die kritische Darstellung von *H. Dingler* und *R. Pauli:* Arch. f. die gesamte Psychol. **44** (1923). — *R. Pauli* und *A. Wenzl:* Arch. f. d. gesamte Psychol. **51**. 400 (1925).

kannt geblieben sind. Jedoch übertünchen wir heutzutage die immer noch gewaltig großen Lücken in unseren Kenntnissen der Lebensvorgänge nicht mehr mit bloßen Begriffen, hinter denen nichts uns Vorstellbares steht. Es wird die Zeit kommen, in der immer größere Anteile des psychischen Geschehens in Zusammenhang mit Vorgängen gebracht werden können, die wenigstens in ihren Grundlagen auch sonst im Zellgeschehen zum Ablauf kommen. Physisches und psychisches Geschehen sind auf das engste mit einander verknüpft.

Um darzutun, wie außerordentlich schwierig die exakte Erfassung eines Empfindungswertes und sein Vergleich mit einem zweiten ist, sei hervorgehoben, daß, wie wir später noch eingehender erfahren werden, ein bestimmter Reiz, der eine bestimmte Empfindung ausgelöst hat, diese nicht auf die Dauer aufrecht erhalten kann, vielmehr „verblaßt“ sie. Man kann dieses Ereignis sehr schön dadurch verfolgen, daß man einen sich gleichbleibenden Dauerreiz — z. B. durch Auflegen eines bestimmten Gewichtes — auf die Haut einwirken läßt und nunmehr in verschiedenen Zeitabständen einen Augenblicksreiz zur Geltung bringt, der die gleiche Empfindung hervorrufen soll, wie sie vom Dauerreiz im gleichen Augenblick ausgelöst wird. Man bemerkt, daß der Augenblicksreiz, um dem Dauerreiz an Empfindungsintensität gleich zu kommen, um so schwächer zu sein braucht, je länger der letztere schon eingewirkt hat, d. h. mit anderen Worten, je länger ein bestimmter Reiz seinen Einfluß geltend macht, um so mehr verringert sich die Intensität der Empfindung. Es ist klar, daß diese Beobachtung nicht ohne Bedeutung für die Feststellung von Unterschiedsschwellen ist. Es ist notwendig, die zu vergleichenden Reize zeitlich zu begrenzen. In Abb. 6[1]) ist der Abfall der Empfindungsstärke innerhalb der ersten drei Sekunden nach Einsetzen eines konstanten Druckreizes wiedergegeben. Man erkennt ohne weiteres den raschen Abfall der durch den Dauerreiz ausgelösten Empfindungsintensität daran, daß immer geringere Reizstärken für den Augenblicksreiz erforderlich waren, um eine jener gleichwertig erscheinende Empfindung hervorzurufen.

Abb. 6.



Von größter Bedeutung sind ferner die folgenden Beobachtungen. Untersucht man die Unterschiedsschwelle in der Art, daß man vom Anfangsreiz ausgehend die Reizstärke ansteigen läßt, so ergibt sich ein kleinerer Wert, als wenn umgekehrt Reizabnahmen verglichen werden.

[1]) Entnommen: *M. v. Frey* und *A. Goldmann:* Z. f. Biol. **65**. 196 (1915).

Diese Beobachtung ergab sich bei der Feststellung von Unterschiedsschwellen im Anschluß an vergleichende Prüfungen von Gewichten[1]). Vergleicht man die erhaltenen Unterschiedsschwellen einerseits jener Versuchsreihen, in der Belastungen und jener, in der Entlastungen vorgenommen werden, dann ergibt sich eine gute Übereinstimmung mit der *Weber*schen Regel.

Kurz andeuten wollen wir noch, daß es vieler Erfahrung bedarf, um in eindeutiger Weise Unterschiedsschwellen festzustellen. So wissen wir z. B., daß viel kleinere Gewichtsunterschiede erkannt werden, wenn gleichzeitig mit der Belastung einer Hautstelle Bewegungen in benachbarten Gelenken ausgeführt werden. Wir kommen auf diese wichtige Beobachtung noch zurück. Es wird ihrer an dieser Stelle nur deshalb kurz gedacht, weil sie eine weitere Möglichkeit von Fehlerquellen beim Aufsuchen von Unterschiedsschwellen ergibt. Versuche auf diesem Gebiete haben allgemein nur dann einen Wert, wenn die Vergleiche unter genau den gleichen Bedingungen vollzogen werden, und außer der von uns gewollten Änderung einer bestimmten Bedingung keine weiteren Veränderungen sich vollziehen. So können wir auch nicht einfach verschiedene Lichtintensitäten in ihrem Einfluß auf Empfindungsintensitäten vergleichen, indem wir die ersteren objektiv verändern, vielmehr müssen wir uns bemühen, dafür zu sorgen, daß entsprechende Lichtintensitäten ihren Einfluß auf bestimmte Netzhautelemente auch wirklich entfalten können. So müssen wir z. B. stets daran denken, daß durch Veränderung der Pupillenweite der Lichteinfall in das Auge eine Veränderung erfährt. Wollen wir Lichtintensitäten in ihrem Einfluß auf Empfindungsintensitäten prüfen, dann müssen wir nicht nur dafür sorgen, daß immer wieder die gleiche Netzhautstelle gereizt wird, vielmehr muß außerdem Vorsorge dafür getroffen werden, daß ein eng begrenztes Lichtbündel zur Wirkung gelangt (z. B. durch Einschaltung einer undurchsichtigen, mit einer feinen Öffnung versehenen Wand, die unmittelbar vor die Pupille des Auges angebracht wird), weil, wie wir noch erfahren werden, es für die Funktion der einzelnen Netzhautelemente nicht gleichgültig ist, in welchem Zustande sich ihre Umgebung befindet.

Wir werden bei der Betrachtung jeder einzelnen Sinnesempfindung auf die Begriffe Schwelle und Unterschiedsschwelle (zumeist mit Einschluß der allgemeinen und speziellen Schwelle) stoßen. Wir kennen nunmehr bereits ihr Wesen und ihre Bedeutung, so daß wir uns bei der Besprechung der Funktionen der einzelnen Sinne nicht mit allgemeinen Erörterungen aufzuhalten brauchen, sondern uns gleich besonderen Fragen zuwenden können. Wir werden erfahren, daß die Unterschiedsschwellen bei den einzelnen Sinnesempfindungen außerordentlich verschieden groß sind. Für diese Feststellung ergibt der Verlauf der in den Abb. 2 und 3 dargestellten Kurven einen sinnfälligen Ausdruck. Wir erkennen, daß diejenige, die den Erregungsablauf in der Netzhaut darstellt, viel steiler verläuft als diejenige, die den entsprechenden Vorgang in Hautsinnesnerven wiedergibt.

Bei jedem einzelnen Sinne werden wir erfahren, daß, wie schon S. 23 hervorgehoben, die Wirkung eines bestimmten Reizes in Abhängigkeit von dem Zustand der in Betracht kommenden Sinneszellen steht. Wir werden die Erscheinung der Adaptation, der Einstellung, kennen

---

[1]) *J. Borak:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, mathem.-naturw. Kl. Abt. III. **129**. 23 (1920); Psychologische Forschung. **1**. 374 (1922).

lernen. Sie ist von grundlegender Bedeutung. Jeder wirksame Reiz — und wahrscheinlich in geringerem Ausmaße auch der unterschwellige Reiz — bedingt bestimmte Veränderungen in jener Zelle, die auf ihn in einer bestimmten Form reagiert. Es kommt zur Störung vorhandener Gleichgewichte. Der Ausschlag bestimmter Veränderungen in bestimmter Richtung ist um so größer, je stärker der Reiz ist. Wir wollen uns an dieser Stelle mit diesen allgemein gehaltenen Vorstellungen begnügen und später die Frage beantworten, wie weit unsere Kenntnisse in der Erfassung des Wesens des erregten und unerregten Zustandes einer Zelle zur Zeit gefördert sind. Hält ein bestimmter Reiz längere Zeit an, dann bildet sich eine neue Gleichgewichtslage aus. Der Anpassungsvorgang ist am auffälligsten beim Auge und beim Temperatursinn. Er läßt sich jedoch auch bei anderen Sinnen feststellen. Die Erfahrung zeigt, daß wohl der Übergang von einer Temperatur zu einer anderen, wenn der Unterschied ausreichend ist, wahrgenommen wird, jedoch hört die Temperaturempfindung bald auf, wenn die Temperatur der Umgebung — innerhalb gewisser Grenzen — sich gleich bleibt. Von diesem neuen Gleichgewicht aus werden dann wieder Erhöhungen und Senkungen der Temperatur wahrgenommen. Beim Auge findet in hervorragendem Maße eine Anpassung an die vorhandene Helligkeit statt. Die Erregbarkeit der Sinneszellen der Retina stellt sich auf diese ein. Die erwähnten Erfahrungen machen uns darauf aufmerksam, daß wir beim Studium der Einwirkung von Reizen auf bestimmte Vorgänge ganz allgemein zu berücksichtigen haben, in welchem Zustande die in Frage kommenden Sinneszellen sich befinden, oder mit anderen Worten, welcher Art die Reize in qualitativer und quantitativer Hinsicht waren, die dem anzuwendenden Reiz vorausgingen. Wir sind im Verlaufe unserer Darlegungen unausgesetzt Selbstregulationen begegnet. Sie bewirken ohne unser Zutun eine Wiederherstellung bestimmter Zustände, die für neue Funktionen maßgebend sind. Es sei an die zahlreichen Einstellungsvorgänge erinnert, die mit der Festhaltung bestimmter Eigenschaften, eines bestimmten Zustandes von Zell- und Gewebsflüssigkeitsanteilen, eines bestimmten Gehaltes an einzelnen Ionen usw. z. B. des Blutes innerhalb gewisser Grenzen verknüpft sind[1]). Auch der Adaptationsvorgang gehört in den Bereich solcher Selbsteinstellungsvorgänge[2]).

Betrachten wir ganz allgemein das Verhalten von protoplasmatischen Gebilden gegenüber Reizen, dann erkennen wir, daß nicht die absolute Größe des Reizes maßgebend ist. Wir können das an Hand des Erfolges erweisen. Wir wollen annehmen, daß ein Reiz a, der unvermittelt in seiner vollen Auswirkung zur Geltung kommt, ausreiche, um einen Erfolg herbeizuführen, z. B. einen Muskel zur Kontraktion zu bringen oder eine Steigerung einer Empfindungsintensität bzw. überhaupt eine Empfindung zu bewirken. Beginnen wir nun mit einem unterschwelligen Reiz, und lassen wir ihn ganz allmählich stärker werden, dann bemerken wir, daß der Muskel auch dann noch keine sichtbare Veränderung zeigt, wenn wir über die Reizstärke a hinausgelangt sind. Daß er noch erregbar ist, erkennen wir sofort daran, daß der Reiz a unvermittelt angebracht, wieder den erwarteten Erfolg zeigt. Wir kommen auf diese wichtige Beobachtung noch mehrfach zurück.

---

[1]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 2—3. — [2]) Vgl. hierzu *A. v. Tschermak:* Allgemeine Physiologie. Bd. 1. J. Springer, Berlin 1924.

Ermöglicht wird das „Einschleichen“ eines an und für sich überschwelligen Reizes ganz offenbar durch die oben erwähnte Anpassung. Mit jeder Zunahme der Reizstärke erfolgen Veränderungen in den betroffenen Zellen. Sie sind entsprechend der geringen Zunahmen der Reizgrößen geringfügig. Plötzliche, große Zustandsänderungen, die nicht sofort ausgeglichen werden können, und die offenbar den Anstoß zur Ausbildung einer Erregung geben — oder vielleicht besser ausgedrückt, in sich den erregten Zustand bedingen —, bilden sich bei dem kontinuierlich ansteigenden Reiz nicht aus. Der auf S. 30 erwähnte und in Abb. 6 in seinem Ergebnis belegte Versuch, gibt eine Unterlage für diese Anschauung. Wir erkennen, wie mit dem Andauern des Reizes seine Wirkung nachläßt. In der Tat kann man an der Haut recht weitgehende Veränderungen in Gestalt einer Dehnung oder eines Eindrückens vornehmen, ohne daß es zur Auslösung einer Empfindung kommt, wenn die Deformationen ganz allmählich erfolgen. Ein schönes Beispiel bieten starke Dehnungen der Haut während der Schwangerschaft (Bauchdecken, Haut der Brustdrüsen), ohne daß der eintretende veränderte Zustand wahrgenommen wird. Wird jedoch auf die Haut plötzlich ein ausreichender Druck oder ein entsprechender Zug ausgeübt, dann macht sich eine viel unbedeutendere Deformation der Haut, als sie bei dem erwähnten Zustande zu finden ist, in der Auslösung einer entsprechenden Empfindung geltend[1]).

Überblicken wir das, was wir von allgemeinen Erscheinungen kennen gelernt haben, die bei allen Sinnesorganen und den mit ihnen verbundenen Systemen zu beobachten sind, dann drängt sich uns der Gedanke auf, daß ohne jeden Zweifel jenen Prozessen eine ganze Reihe grundlegender Vorgänge eigen sind, die wir unter der Bezeichnung Erregung zusammenfassen; ja, über den Kreis der genannten Organe und ihrer Zellen hinaus weist jedes protoplasmatische Gebilde, soweit es den Zustand der Erregung zeigt — und das ist wohl ganz allgemein bei allen Zellen der Fall, so lange sie funktionstüchtig sind —, in der genannten Beziehung das gleiche Verhalten auf. Das Studium der Wechselbeziehung zwischen Reiz und Erfolg ist, wie aus dem eben Dargelegten hervorgeht, weit über das spezielle Gebiet der Sinnesorgane hinaus von ganz allgemeiner Bedeutung geworden.

Wir müssen nun noch des Umstandes gedenken, daß wir, obwohl alle Empfindungen in bestimmten Anteilen der Rinde des Großhirnes zustande kommen, davon nichts wahrnehmen, vielmehr verlegen wir sie außerhalb des Ortes ihrer Entstehung. Jede Empfindung wird, wie man sich ausdrückt, in ganz bestimmter, für jeden Sinn charakteristischer Weise „lokalisiert“. Man hat auch von einer exzentrischen Projektion der Empfindungen gesprochen. Als Lokalisationsstellen kommen entweder die Aufnahmestellen (Sinnesorgane) der Sinnesreize in Frage oder aber, es wird über diese hinaus ein Zusammenhang mit jenem Objekt geknüpft, das erfahrungsgemäß zur Reizauslösung in Beziehung steht. So werden Licht- und Schallempfindungen ohne weiteres auf äußere Objekte bezogen und nur dann in die entsprechenden Sinnesorgane verlegt, wenn noch eine andere Empfindung hinzukommt, wie Schmerzempfindung bei grellem Licht bzw. schrillem Schall.

---

[1]) *M. v. Frey:* Abhandl. der Gesellschaft der Wissensch., Leipzig. **23**. 188 (1896).

Alle jene Empfindungen, die von Sinneszellen der Haut aus vermittelt werden, verlegen wir in diese, und zwar wird sehr genau lokalisiert, d. h. wenn wir an einer Körperstelle berührt werden, so vermögen wir nicht nur den Körperteil, z. B. Handrücken, zu bezeichnen, vielmehr können wir die berührte Stelle angeben. Auch Temperaturempfindungen werden gut lokalisiert, und zwar offenbar ohne Mitwirkung von Berührungsempfindungen. Damit soll nicht gesagt sein, daß diese bei der Lokalisation der Empfindungen kalt und warm nicht mitbeteiligt sein können. Es spielt vielmehr das Zusammenklingen beider Arten von Empfindungen für jene oft eine bedeutsame Rolle. Es kommt dies z. B. in folgender Erscheinung zum Ausdruck. Berühren wir einen kalten Gegenstand, dann wird die Empfindung kalt in diesen verlegt; wenn dagegen z. B. kalte Luft mit der Haut in Berührung kommt, dann wird die Kälteempfindung in die Haut hinein „lokalisiert". Sehr genau vermögen wir zu bezeichnen, an welcher Stelle die Empfindung von Schmerz ausgelöst wird, sofern Sinneszellen der Haut beteiligt sind. Im übrigen ist die Lokalisation der Schmerzempfindung bzw. des Schmerzgefühls in mehr oder weniger weitem Ausmaße ungenau.

Ein gutes Lokalisationsvermögen ist auch für Geschmacksempfindungen gegeben. Es entstand auch hier, wie bei der Lokalisation der Temperaturempfindung die Frage, ob nicht gleichzeitig mit der Auslösung von Geschmacksempfindungen stattfindende Berührungen für die Fähigkeit der Angabe der Stelle — z. B. der Zunge —, auf die man eine Lösung einer Substanz, die für Geschmackszellen einen Reiz darstellt, aufgetragen hat, verantwortlich zu machen sind. Der Umstand, das es bei gleichzeitiger Berührung der Haut mit einem kalten und einem warmen Gegenstand zu einer richtigen Lokalisation der Empfindungen warm und kalt kommt, und ferner bei gleichzeitiger Auftragung einer bitter und einer süß schmeckenden Lösung auf die Zunge nicht nur die beiden Stellen angegeben werden können, auf die die gelösten Stoffe einwirken, vielmehr die Empfindungen bitter und süß richtig lokalisiert werden, darf als Beweis dafür angesehen werden, daß für die beiden genannten Empfindungsarten ein direktes gutes Lokalisationsvermögen vorhanden ist[1]).

Viel verwickelter liegen die Verhältnisse bei der Geruchsempfindung. Wir können nur ganz allgemein lokalisieren und auch das nicht in dem Sinne, daß wir in jenen Bezirk der Nasenschleimhaut hinein, in dem sich das Riechepithel befindet, „projizieren". Es spielen bei der Lokalisation von Geruchsempfindungen Berührungsempfindungen eine bedeutsame Rolle. Wir verlegen die ersteren dahin, wo letztere sich geltend machen. So kommt es, daß Geruchsempfindungen sogar in die Mundhöhle verlegt werden, wenn in diese aufgenommene Substanzen Stoffe abgeben, die mit der im Rachen befindlichen Luft durch die Choanen in die Nasenhöhle gelangen und dort die Riechzellen erregen. Geruchs- und Geschmacksempfindungen werden vielfach gar nicht scharf aus einander gehalten. Oft wird erst dann erkannt, daß eine Geruchsempfindung vorliegt, wenn nach Ausschaltung der Möglichkeit einer Erregung der Riechzellen — durch Verschluß der Nase — eine bestimmte Empfindung ausbleibt. Es ist gewiß kein Zufall, daß im Sprachgebrauch oft für Riechen und

[1]) Vgl. hierzu *Johannes v. Kries:* Allgemeine Sinnesphysiologie. S. 17. F. C. W. Vogel, Leipzig 1923.

Schmecken nur ein Wort, nämlich das letztere verwendet wird. Es schmeckt etwas faulig, sagen wir, während in Wirklichkeit eine Geruchsempfindung vorliegt.

Außer Empfindungen werden auch Gefühle lokalisiert. So wird vielfach das Hungergefühl mit dem Magen, das Gefühl des Ekels mit jener Stelle des Rachens, von der aus der Brechreflex zur Auslösung kommt usw., in Beziehung gesetzt. Ein großer Teil der Gefühle wird jedoch nicht mit bestimmten Körperteilen in Zusammenhang gebracht.

Besonders eindringlich macht sich der Umstand der exzentrischen Projektion von Empfindungen geltend, wenn der sie auslösende Reiz den entsprechenden Sinnesnerven irgendwo auf seinem Verlaufe trifft, und dennoch eine Lokalisation in der „gewohnten" Weise erfolgt. Wir haben bereits S. 8 einen solchen Fall erwähnt. Reizung des N. ulnaris in der Gegend des Ellbogens bewirkt, daß die Empfindung in jene Hautbezirke der Hand hinausverlegt wird, von der aus gewohnheitsgemäß Erregungen, die die Ulnarisbahn benützen, aufgenommen werden. Noch viel drastischer demonstrieren Fälle der folgenden Art das Vorhandensein der erwähnten exzentrischen Projektion von Empfindungen. Erfolgt z. B. nach Verlust eines Beines eine Reizung von im verbliebenen Stumpf der betreffenden Extremität vorhandenen sensiblen Fasern, dann verlegt die betreffende Person die ausgelöste Schmerzempfindung nach Stellen gar nicht vorhandener Hautbezirke, z. B. der Zehen!

Es ist eine reizvolle, jedoch schwer eindeutig zu lösende Aufgabe, der Frage nachzugehen, wie die Entstehung der exzentrischen Projektion von Empfindungen aufzufassen ist. Es ist naheliegend, an die Erwerbung von Erfahrungen zu denken. Wir erhalten weder vom Sehorgan, noch vom Sehnerven, noch vom Empfindungszentrum aus irgend welche Nachrichten, die uns zum Bewußtsein bringen, daß die erwähnten Gewebe etwas mit dem Zustandekommen jenes Vorganges zu tun haben, den wir Sehen nennen. Die Abbildung des Gegenstandes auf der Netzhaut kommt uns nicht zum Bewußtsein; ebenso wenig ist das beim zentralen Vorgang der Fall. Die Erfahrung macht uns darauf aufmerksam, daß das Sehen mit dem Auge verknüpft ist. Beim Schließen der Augenlider verschwindet das soeben Gesehene und erscheint wieder bei ihrem Öffnen. So läßt sich für jede Empfindung und für manches Gefühl die Möglichkeit des Zusammenhanges der Art der Lokalisation mit im Laufe der Zeit gesammelten Erfahrungen vermuten. Streng beweisen lassen sich solche Beziehungen nicht. Wie außerordentlich „subjektiv" gefärbt und durch Erfahrungen ergänzt durch Sinnesreize hervorgerufene Empfindungen und damit verknüpfte Vorstellungen sind, werden wir an Hand von Beispielen über Sinnestäuschungen kennen lernen. Erwähnt sei an dieser Stelle das Hineinverlegen von Erfahrungen in Bilder. Wir beleben in gewissem Sinne solche und überdecken vor allem bei kinematographischen Vorführungen Lücken. Besonders schön läßt sich das auch bei „Radio"-Übertragungen feststellen. Nicht alle Konsonanten werden gleich gut gehört, ja es können bestimmte, wie z. B. r, ganz ausbleiben. Erst der Hinweis auf einen solchen Mangel lenkt die Aufmerksamkeit auf undeutliche Übertragungen und läßt sie nunmehr erkennen. Jemandem, der ein Musikstück kennt, entgeht unter Umständen, daß das eine oder andere Instrument bei der Übertragung ausfällt. Er ergänzt es „unbewußt".

Von großem Interesse ist in der erwähnten Richtung der Umstand, daß ein Sinnesorgan mit allen seinen Anteilen, das von der allergrößten Bedeutung für den Organismus ist, und von dem aus Lage- und Bewegungsempfindungen vermittelt werden, erst nach jahrelangen, mühsamen Forschungen festgestellt werden konnte. Es ist dies das im Labyrinth des Felsenbeines eingeschlossene Sinnesepithel. Erfahrungen können auf diesem Empfindungsgebiete in bezug auf die Art und die Herkunft des Reizes nicht im Sinne direkter objektiver Feststellungen gemacht werden. Die Sinneszellen zeigen ihren erregten Zustand nicht an. Die in Frage kommenden Empfindungszentren machen sich während ihrer Tätigkeit auch in keiner Weise geltend. So unterbleibt hier jede besondere Lokalisation und jede Verknüpfung mit etwas „Objektivem".

Diese Darlegungen lassen es ohne weiteres verständlich erscheinen, daß bei der Erforschung der Funktionen aller jener Einrichtungen, die Empfindungen vermitteln — angefangen vom Reizaufnahmeapparat und den mit diesem durch Nervenbahnen verknüpften zentralen Empfangsstellen —, das Experiment eine bedeutsame Rolle spielt. Wir sind auf dem Gebiete der Sinnesphysiologie aus den schon S. 12 erwähnten Gründen in ganz besonders hohem Maße an Versuche gebunden, die von der Natur ohne unser Zutun insbesondere am Menschen durchgeführt werden. Die Pathologie liefert uns fortlaufend Material, das bald da, bald dort Licht in noch dunkle Probleme trägt. Es sind Ausfallserscheinungen auf bestimmten Sinnesgebieten, die uns auf Störungen aufmerksam machen. Wir können sie unter Zuhilfenahme der Angaben des Betroffenen genau studieren. Wir können dann nach dem Ableben der betreffenden Person ergründen, welche Anteile jenes gesamten Apparates, der Reize aufgenommen, Erregungen vermittelt und Empfindungen ausgelöst hat, in ihrem Bau verändert sind. Sehr selten liegen die Verhältnisse bei zwei Fällen gleich! Jeder einzelne bietet Besonderheiten. Es ist klar, daß die Erforschung der Funktionen der einzelnen Sinnesorgane und vor allem der ihnen zugehörigen zentralen Bahnen und Zentren auf die eben erwähnte Weise außerordentlich mühsam ist. Der einzelne Forscher erhält nur Einblick in vereinzelte Fälle. Er muß den Zufall abwarten, der ihm einen geeigneten Fall zuführt. Er muß so beschaffen sein, daß objektive und subjektive Befunde gesammelt werden können. Schließlich muß sich eine genaue anatomische Untersuchung anschließen. Es wird unter diesen Umständen verständlich, daß bis in die neueste Zeit hinein Unstimmigkeiten insbesondere in bezug auf die genaue Lokalisation der einzelnen Empfindungs- und Erinnerungszentren vorhanden waren und zum Teil noch sind.

Der Tierversuch hat unsere Kenntnisse auf dem Gebiete der Sinnesphysiologie in vieler Hinsicht außerordentlich gefördert. Er gestattet ein aktives Vorgehen mit bestimmter Problemstellung. Wir können z. B. die Sehbahn an verschiedenen Stellen unterbrechen, Hirnrindenteile fortnehmen und prüfen, ob noch ein Sehvermögen vorhanden ist usw. Die Versuche können wiederholt und verfeinert werden. Ergeben so die Versuche am Tier mancherlei Vorteile gegenüber dem Studium von im Gefolge von organischen Veränderungen sich ausbildenden Ausfallserscheinungen, so finden sich doch auch manche Nachteile. Wir können z. B. beim Tier wohl feststellen, ob es sieht oder nicht, wir erhalten jedoch keine Auskunft über feinere Störungen. Sehr leicht können auch Täuschungen vorkommen. Es

gehört eine sehr große Erfahrung dazu, um Veränderungen von Funktionen in bestimmten Sinnesgebieten zu erkennen. So ist es z. B. nicht ganz einfach, festzustellen, ob ein Tier sieht oder nicht. Durchschneidet man z. B. bei Ratten den N. opticus, dann bewegen sie sich nach wenigen Minuten mit außerordentlicher Geschicklichkeit in einem ihnen gänzlich unbekannten Raume[1]). Sie weichen Hindernissen aus, vermeiden das Herabfallen usw. Eine große Geschicklichkeit im Erkennen von Gegenständen, ohne daß sie berührt werden, läßt sich auch bei blinden Menschen beobachten. Es steht noch nicht genau fest, worauf das beruht. Es scheint, daß die Haut des Gesichtes und insbesondere der Stirn dabei eine Rolle spielt, denn nach Verhüllen des Kopfes mit einem Tuche vermochten Blinde im Raume befindliche Gegenstände nicht mehr aus der Ferne zu bemerken. Man hat an Strahlungen gedacht, die von diesen zurückgeworfen werden (Wärme- oder andere Strahlen). Vollständig aufgeklärt ist die erwähnte Beobachtung noch nicht. Man hat von einem Fernsinn gesprochen[2]). Außerordentlich schwierig ist es ferner unter Umständen, zu entscheiden, ob ein Tier hört oder nicht. So wird den Fischen bald ein Hörvermögen zu-, bald aberkannt. Es beruht dies darauf, daß es sehr schwer ist, die Betätigung anderer Sinnesorgane und vor allem den Drucksinn auszuschließen. Wir werden ferner erfahren, daß der Ausfall eines Sinnes dadurch verdeckt sein kann, daß andere für ihn weitgehend eintreten. So kann das Sehorgan die Kontrolle über Bewegungsvorgänge übernehmen, die unter gewöhnlichen Verhältnissen von Hautsinnen und der Tiefensensibilität beherrscht werden. Sobald die Augen verschlossen werden, offenbart sich auf einmal das Versagen jener Einrichtungen.

Ohne Zweifel werden bei der Prüfung der Feinheit von Wahrnehmungen bei Tierversuchen dadurch Fehler begangen, daß das psychische Moment vernachlässigt wird. So kann unter Umständen bei der Prüfung der Feinheit des Geruchssinnes deshalb eine Reaktion ausbleiben, weil der angewandte Stoff keinen Eindruck hinterläßt. Es werden keine Vorstellungen geweckt, weil keine Beziehungen zu früher wahrgenommenen Geruchsempfindungen geknüpft werden können. Der Mensch kann mittels seiner Sprache das Auftreten einer bestimmten Empfindungsart, die er zum erstenmal wahrnimmt, zu erkennen geben. Beim Tier sind wir auf die Beobachtung seines Verhaltens angewiesen.

Wir werden uns bei der Darstellung der Funktionen der Sinne so weit als nur möglich an Erfahrungen halten, die am Menschen gewonnen sind und nur da den Tierversuch heranziehen, wo jene nicht ausreichen, um bestimmte Schlüsse über die Funktionen der einzelnen Sinne und vor allem über die Lokalisation der Empfindungszentren zu ziehen. Wir werden jeden einzelnen Sinn in seiner Gesamtheit — d. h. Sinnesorgan, Sinnesnerv und die zugehörigen Zentren — als funktionelle, untrennbare Einheit betrachten. Wir werden so ohne weiteres zahlreiche, auch zentral verlaufende Nervenbahnen und einen großen Teil der Einrichtungen des Zentralnervensystems kennen lernen. Es wird sich so vor unseren Augen jeder einzelne Sinn mit allen seinen Anteilen in seinen Funktionen klar herausheben.

[1]) Vgl. hierzu u. a. *Emil Abderhalden: Pflüger*s Archiv. **207**. 129 (1925). — [2]) Vgl. u. a. *E. Wölfflin:* Z. f. Sinnesphysiol. **43**. 187 (1909); **50**. 311 (1919). — *K. Bürklen:* Blindenpsychologie. A. Barth, Leipzig 1924.

Vorlesung 3.

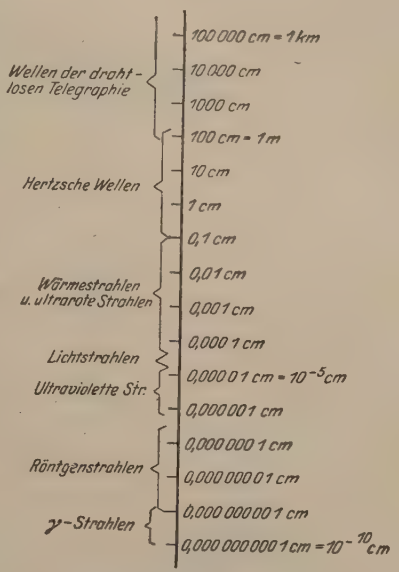
Lichtsinn und Lichtempfindung. Bau und Funktionen des Auges und seiner Hilfsorgane.

Wir haben der Gesichts- bzw. Lichtempfindungen bereits wiederholt gedacht und (S. 6) zum Ausdruck gebracht, daß für das in Frage kommende Sinnesepithel strahlende Energie innerhalb eines bestimmten Bereiches der Wellenlänge den adäquaten Reiz darstellt. Jener Anteil wird durch die Bezeichnung Lichtenergie aus dem gesamten Gebiete der genannten Energieform herausgehoben. Wir haben auch schon erwähnt, daß der Umstand, daß wir ein Sinnesorgan besitzen, für das jene Energie den Reiz abgibt und zur Einleitung eines Erregungsvorganges führt, zur Entwicklung eines besonderen Forschungsgebietes der Physik geführt hat, nämlich zu derjenigen der Optik. Seine Abgrenzung ist insofern keine „objektive", als „Licht" ein Teilgebiet aus dem allmählich bekannt gewordenen, unseren Sinnesorganen, bzw. ihren Zentren und insbesondere dem Sehzentrum indirekt zugänglich gemachten gewaltigen Gebiet strahlender Energie — angefangen von den kilometerlangen *Hertz*schen Wellen bis zu γ-Strahlen, deren Wellenlänge $\frac{1}{200\,000\,000}$ Millimeter beträgt —, darstellt. Vgl. hierzu Abb. 7 [1]). Wie klein der uns mittels des Lichtsinnes zugängliche Anteil strahlender Energie ist, wird besonders dann anschaulich, wenn wir diesen entsprechend der Gruppierung der Schallwellen in eine Skala von Oktaven einteilen. Das genannte Gebiet von festgestellten Wellenlängen umfaßt 50 Oktaven. Davon entfällt auf das „Lichtgebiet" eine Oktave. Wir sprechen von Lichtstrahlen und interessieren uns für ihre besonderen Eigenschaften und ihr ganzes Verhalten. Es zeigte sich bald, daß der Gang der Lichtstrahlen von bestimmten Gesetzen beherrscht wird. Sie können verschieden dichte Medien vollständig durchdringen, wobei jedesmal beim Übergang aus dem einen in ein anderes Medium in gesetzmäßiger Weise die Richtung des Strahlenganges beeinflußt wird. Es kann auch der Fall eintreten, daß nur Strahlen bestimmter Wellenlänge durch ein Medium hindurchgehen, während andere von ihm aufgenommen (absorbiert) werden. In wieder anderen Fällen kommt es zur Zurückwerfung von Lichtstrahlen (Reflexion). Alle diese Forschungen haben für das Verständnis des Sehvorganges grundlegende Bedeutung, und zwar

[1]) Entnommen: *Arnold Berliner:* Lehrb. der Physik. 3. Aufl. S. 494. J. Springer, Berlin 1924.

aus folgendem Grunde. Der Aufnahmeapparat für Lichtreize ist den Lichtstrahlen nicht ohne weiteres zugänglich, vielmehr müssen diese eine Reihe von Medien durchdringen, bevor sie das Sinnesepithel erreichen. Es ist diesem ein vorbereitender Apparat vorgelagert. Er vermittelt vom Gegenstand auf der Netzhaut, in der die einfallenden Lichtstrahlen bestimmte ihrer Elemente in einen qualitativ und quantitativ abgestuften Zustand der Erregung versetzen, ein Bild, d. h. die von den einzelnen Objektpunkten ausgehenden divergenten Strahlen werden beim Gang durch die verschiedenen Augenmedien in gesetzmäßiger Weise zu in der Netzhaut liegenden Bildpunkten vereinigt. Bevor wir uns mit dem Auge als dioptrischem Apparat befassen, wollen wir uns in aller Kürze über seinen Bau unterrichten. Er ergibt sich aus Abb. 8[1]), S. 40. Betrachten wir zunächst den Augapfel, Bulbus oculi, von außen, und dringen wir dann in seinen Inhalt ein. Wir erkennen zunächst die äußere Hülle, die Wand des Bulbus. Sie ist im vordersten Teil vollständig durchsichtig und im anschließenden seitlichen und hinteren Teil undurchsichtig. Der erstere Teil ist Hornhaut, Cornea, und der letztere entsprechend seiner derben, sehr widerstandsfähigen Beschaffenheit Lederhaut, Sclera, genannt worden. Die letztere umfaßt etwa $^4/_5$ des Umfanges der gesamten Wand des Auges. Sie besteht aus fibrillärem Bindegewebe und aus elastischen Fasern, die besonders in der inneren Schicht vertreten sind. Mit der Sclera stehen die Sehnen der Augenmuskeln in enger Beziehung. Diese gehen unmittelbar in sie über. Die Sclera setzt sich medial vom hinteren Augenpol in die Durascheide des Nervus opticus fort. Die Sehnervenfasern, die die innerste Schicht der Retina bildend zentralwärts ziehen, verlassen das Auge am hinteren Augenpol durch eine besonders geartete Schicht der Sclera. Es ist dies die sogenannte Lamina cribrosa sclerae.

Abb. 7.



Übersicht über den gesamten Bereich der elektromagnetischen Wellen.

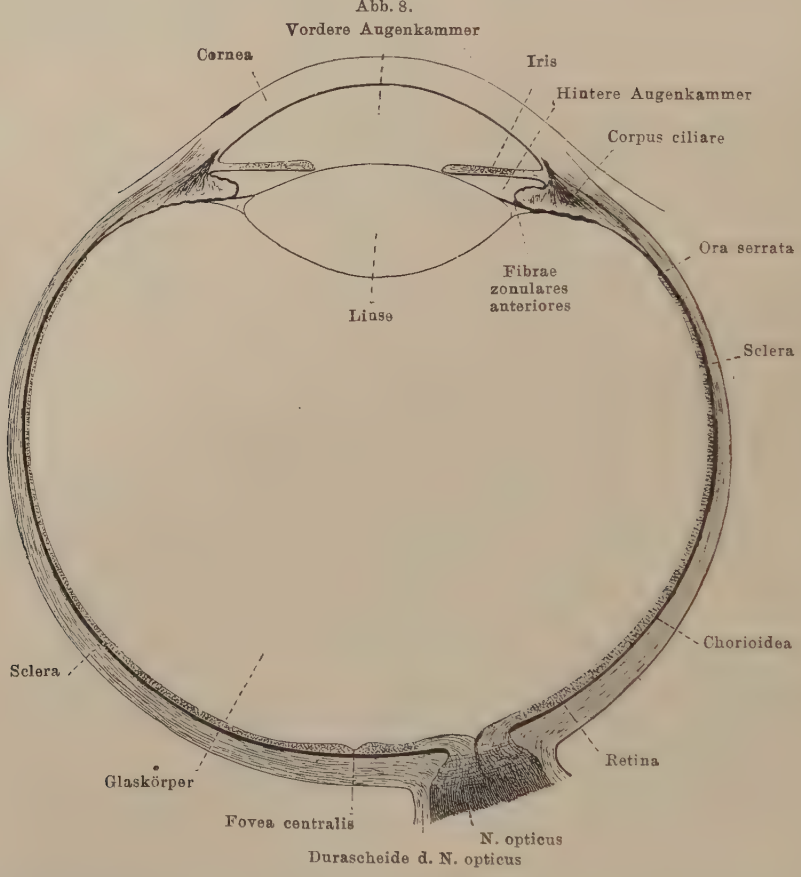
Außen grenzt die Sclera an einen Lymphraum, genannt *Tenon*scher Raum. Er ist nach außen durch die *Tenon*sche Kapsel vom Orbitalfett abgegrenzt. Auch nach innen liegt ihr ein von Bindegewebsblättern durchsetzter Lymphraum an, nämlich der perichorioideale Lymphraum. In ihr selbst sind Lymphspalten vorhanden, die in Verbindung mit solchen der Cornea stehen.

Die Sclera dient einerseits in ihrer Eigenschaft als Wand dem Bulbusinhalt als Halt und Schutz und zugleich als Insertionsstelle für jene

[1]) Entnommen: *F. Kopsch: Raubers* Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Abt. 6. 7. Aufl. Georg Thieme, Leipzig 1908.

Muskeln, die den Bewegungen des Augapfels dienen. Die Hornhaut teilt die erstere Aufgabe mit der Lederhaut, darüber hinaus erfüllt sie die Funktion eines Lichtstrahlen stark brechenden, sie hindurchlassenden Anteiles des dioptrischen Apparates des Auges. Ihr Bau ist nicht einfach. Einer nach außen gewandten Epithelschicht — geschichtetes Plattenepithel — folgt eine Lamina elastica anterior (Bowmani)[1]), an diese schließt sich die Substantia propria, und an diese die Lamina elastica posterior (Demoursi, Descemeti) an. Nach innen grenzt die Horn-

Abb. 8.



haut, abgeschlossen durch eine Endothelschicht, an die vordere Augenkammer, deren vordere Wand sie bildet.

Alle genannten Schichten sind durchsichtig. Die Substantia propria besteht aus doppelbrechenden, zu Lamellen vereinigten Fasern. Diese selbst sind mit einander verflochten und schichtenweise über einander gelagert. In der genannten Schicht finden sich vereinzelt Zellen, Hornhautkörperchen genannt. Zwischen den erwähnten Fasergeflechten finden

[1]) Die Bezeichnung ist irreführend, denn sie stellt nichts anderes als einen verdichteten Anteil der Substantia propria dar.

sich Systeme von Lücken, die Lymphen führen. Da die Hornhaut vollständig der Blutgefäße entbehrt, sind ihre Anteile auf die Nahrungsstoffzufuhr mittels des Lymphstromes angewiesen. Das gleiche gilt für die Entfernung von Stoffwechselprodukten. Zahlreiche Leukozyten durchwandern die Lamina propria corneae. Sicherlich spielen die am Rande der Cornea vorhandenen Blutgefäße beim Stoffaustausch eine große Rolle, sei es, daß Wechselbeziehungen mit der Lymphe vorhanden sind, sei es, daß ein direkter Austausch erfolgt.

Die Hornhaut ist sehr reich mit Nervenbahnen versorgt. Sie entstammen den Nn. ciliares longi und breves. Diese bilden im Scleralfalz ein Geflecht, von dem aus marklos gewordene Fasern in die tieferen Schichten der Substantia porpria eindringen. Sie verästeln sich rasch und entwickeln unter Anastomosenbildung einen Plexus, von dem aus feine Ästchen aufsteigen, um nochmals zwischen *Bowman*scher Membran und Epithelschicht ein Geflecht zu bilden. Von diesem aus treten Fäserchen senkrecht in die Epithelschicht ein. Sie endigen mit feinen Knöpfchen frei zwischen deren Zellen.

Von größter Bedeutung ist der Umstand, daß die Hornhaut in ihrer äußeren Oberfläche die Krümmung einer Ellipse hat. Im horizontalen Meridian ist sie etwas schwächer als im vertikalen; ferner ist die Krümmung der hinteren Hornhautfläche etwas stärker als diejenige der vorderen. In der Mitte ist die Hornhaut 0·8 und am Rande 1·1 *mm* dick.

Nach innen von der Sclera folgt die Tunica vasculosa oculi, die Gefäßhaut des Auges. Sie zeigt, wie Abb. 8 (S. 40) gut erkennen läßt, drei verschiedene Anteile. Vom Austritt des N. opticus (Lamina cribrosa sclerae) an bis zur Ora serrata erstreckt sich die Chorioidea, Aderhaut[1]). An sie schließt sich das Corpus ciliare an, und dieses setzt sich in die Iris fort. Die erstere ist durch ihren Gefäß- und Pigmentreichtum ausgezeichnet. Wir haben bereits des Perichorioidealraumes gedacht, an den Sclera und Aderhaut angrenzen. Lockeres Gewebe verbindet beide Gewebsschichten (Lamina suprachorioidea). Eine festere Verbindung zwischen beiden findet sich nur an der Stelle, an der der N. opticus das Auge verläßt. Die Suprachorioidea wird von den beiden Artt. ciliares posteriores longae und breves durchsetzt. Diese Arterien verzweigen sich in immer feinere Äste, wobei die gröberen Zweige nach außen und die feineren nach innen zu liegen kommen. An elastischen Fasern reiches Bindegewebe umgibt die Gefäße in dieser Schicht (genannt Lamina vasculosa). Die feinsten Zweigchen mit anschließendem Kapillargebiet bilden die sog. Choriokapillaris. Dieser Schicht nach innen angelagert folgt die Lamina basilaris, eine nur 2 μ dicke Membran, an die sich unmittelbar das Pigmentepithel der Netzhaut anschließt. Das erwähnte Blutkapillargebiet dient der Aufrechterhaltung des Zellstoffwechsels im Gebiete der Gefäßhaut und zugleich auch der äußeren Schicht der Netz-

---

[1]) Bei zahlreichen Tieren folgt der Chorioidea propria nach innen eine besondere Gewebsschicht, genannt Tapetum. Bei den Wiederkäuern und den Einhufern enthält sie dichtgelagerte Bindegewebsfasern mit eingestreuten, platten Fibroblasten. Bei Raubtieren findet man an ihrer Stelle große, platte, polygonale Zellen in mehrfacher Schicht. Sie enthalten farblose Kristalle. Über dem Tapetum fehlt das Pigment der Retina. Viele in das Auge fallende Strahlen werden von der genannten Schicht mit ihren Einschlüssen reflektiert. So erklärt sich das „Augenleuchten“ bei diesen Tieren.

haut. Aus den Kapillaren entwickeln sich Venen. Diese zeigen in ihrem Verlauf ein ganz eigenartiges Verhalten. Die Wurzeln der Venen, genannt Venae vorticosae, verlaufen strahlenförmig zum Sammelgefäß zusammen. Zweige benachbarter Wirbelnerven bilden am hinteren Umfang des Augapfels bogenförmige Anastomosen. Die Venae vorticosae durchsetzen die Suprachorioidea und dann die Sclera.

Eine Sonderstellung nehmen die kleinen, den Artt. ciliares posteriores breves und den Artt. ciliares anteriores parallel ziehenden Venae ciliares posteriores breves und Venae ciliares anteriores ein. Die letzteren stehen in Beziehung zu einem an dem inneren Umfange der Corneascleralgrenze gelegenen Venenplexus, genannt *Schlemm*scher Kanal.

Auch Nervenbahnen (Nn. ciliares longi et breves) durchdringen die Sclera. Sie ziehen weiter und versorgen den M. ciliaris, die Iris und die Hornhaut. In der Chorioidea selbst werden auch Ästchen abgegeben. Sie bilden in der Suprachorioidea ein Geflecht. In diesem sind Ganglienzellen enthalten. Es handelt sich bei diesen teils markhaltigen, teils marklosen Nerven im wesentlichen um Gefäßnerven.

Der an die Chorioidea nach vorne zu anschließende Ziliarkörper fesselt unser Interesse ganz besonders, enthält er doch einen glatten Muskel, den Musculus ciliaris, auch genannt Akkommodationsmuskel[1]). Wir werden bald erfahren, daß seine Tätigkeit es ermöglicht, daß auf der Netzhaut auch dann scharfe Bilder entstehen, wenn der zur Abbildung gelangende Gegenstand sich vom Auge in verschiedener Entfernung befindet. Er besteht aus meridional, radiär und zirkulär verlaufenden Fasern. Die ersteren (auch *Brücke*sche genannt) liegen zu äußerst. Sie erstrecken sich vom Sclerocornealrand bis in jenes Gebiet des Ziliarkörpers, das unmittelbar an die Ora serrata angrenzt und Orbicularis ciliaris genannt worden ist. Dieser Teil des Corpus ciliare stellt eine verdickte Chorioidea dar. Es fehlt jedoch die Choriokapillaris. Das Corpus ciliare besteht aus einer Grundplatte und den auf ihr sich erhebenden Processus ciliares. Sie reicht nach vorne bis zum Abgang der Iris. Die erwähnten meridional verlaufenden Muskelbündel sind auch M. tensor chorioideae genannt worden. Sie gehen nach dem Bulbusinneren zu mehr und mehr in einen radiären Verlauf über. Sie ziehen in fächerförmiger Ausstrahlung von der Gegend des Iriswinkels und der Iriswurzel nach der inneren Oberfläche des Ziliarkörpers. Da, wo der Ziliarkörper einen etwas in das Bulbusinnere vorspringenden Winkel bildet, befindet sich die zirkulär (äquatorial) verlaufende Muskelschicht (auch *Müller*scher Muskel genannt). In Abb. 9[2]) sind die einzelnen Anteile des Ziliarmuskels dargestellt.

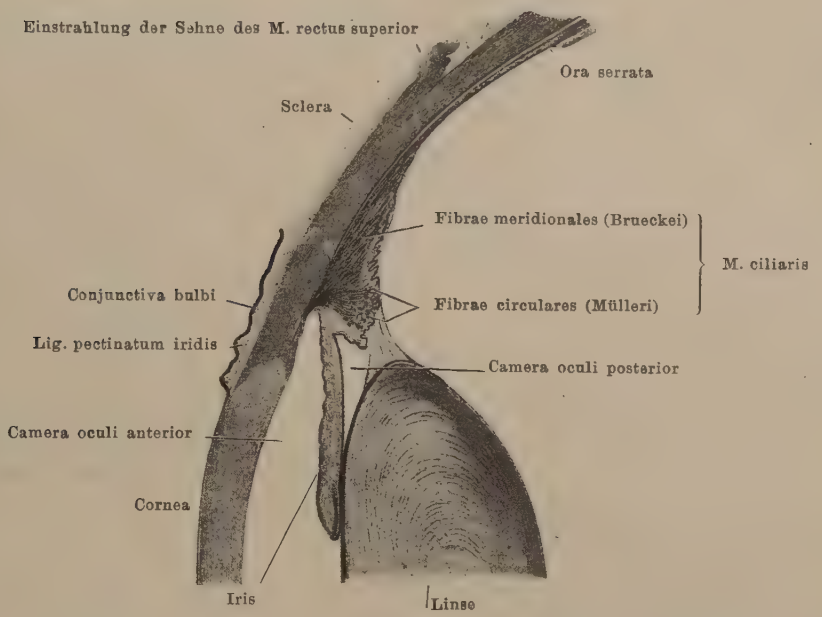
Versorgt wird der Ziliarmuskel von Ästen der Artt. ciliares posteriores longae und den Artt. ciliares anteriores. Daß Ziliarnerven mit ihm in Beziehung treten, haben wir schon oben erwähnt. Sie bilden ein mit Ganglienzellen durchsetztes Geflecht (Plexus gangliosus ciliaris).

Betrachten wir nun noch die Iris (Regenbogenhaut). Sie stellt eine frei in den Bulbusraum ragende Fläche dar und umschließt eine annähernd zentral gelegene, in ihrer Weite veränderliche Öffnung, genannt das Sehloch, die Pupille. Durch dieses gelangen die Lichtstrahlen,

[1]) Der Ziliarmuskel der Vögel ist quergestreift (M. Cramptonianus). — [2]) Entnommen: *Carl Toldt:* Anatomischer Atlas. 6. Lief. 7. Aufl. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1911.

die die Hornhaut und den Inhalt der vorderen Augenkammer, das Kammerwasser, passiert haben, zur Linse. Die Iris teilt den zwischen dieser letzteren und der Hornhaut liegenden Raum in zwei Anteile, in die größere vordere und die kleinere hintere Augenkammer. Die Iris setzt sich unmittelbar an den Ziliarkörper an und ist an dieser Stelle mittels des Ligamentum pectinatum iridis (Irisfortsätze) am Sclerocornealrand befestigt. Die Irisfortsätze verzweigen sich und anastomosieren unter einander. Es entsteht so ein Maschenwerk, das den sog. Iriswinkel, ausfüllt. Die zwischen den Maschen liegenden Räume — *Fontana*sche Räume genannt — sind bei uns nur schwach entwickelt. Die Iris zeigt bekanntlich eine Färbung. Sie erscheint bei blonden Personen in der Regel

Abb. 9.



blau oder grau, bei dunkelhaarigen braun in Abstufungen der Intensität der Farbe. Während die letztere Färbung durch in der Iris vorhandenes, besonderes Pigment bedingt ist, handelt es sich bei der blauen Farbe um ein Hindurchschimmern des Pigmentepithels der hintersten (die Retina vertretenden) Schicht der Iris. Die nach der vorderen Augenkammer gewandte Schicht der Iris trägt platte, polygonale Zellen[1]). Nach innen folgt die vordere Grenzschicht. Sie enthält verzweigte Zellen, in denen Pigment enthalten sein kann. Am meisten interessiert uns der Inhalt der nun anschließenden Schicht, nämlich des Stroma iridis. In ihr sind Blutgefäße und Nerven, in Bindegewebe eingebettet, enthalten. Unter sich verbundene Stromazellen bilden ein das ganze Stroma durchsetzendes Zell-

[1]) Vgl. hierzu: *Krückmann:* Handbuch der ges. Augenheilkunde. Lief. 135/137, 193/194. 2. Aufl. — *Wolfrum:* Arch. f. Ophth. **109**. 129 (1922).

netz. In ihnen ist Pigment vorhanden. Es fehlt den Augen mit blauer Iris. Im Bereich der die Pupille umgrenzenden Zone befinden sich zirkulär verlaufende, glatte Muskelfasern. Sie stellen den M. sphincter pupillae dar. Daneben finden sich radiär verlaufende Muskelbündel. Sie bilden den M. dilatator pupillae. Beide sind unter sich verbunden[1]).

Nach hinten zu folgt die sogenannte hintere Grenzschicht. Sie wird als flach ausgebreitete muskulöse Membran aufgefaßt. Sie ist als Membrana dilatatrix iridis bezeichnet worden. An sie schließt sich sehr innig eine aus zwei Teilen bestehende Schicht dunkel pigmentierter Zellen an. Ihr vorderer Anteil ist das Stratum pigmenti iridis und ihr hinterer die Pars irridica retinae. Bei Albinos fehlt diese Pigmentschicht[2]).

Der Nerven der Iris haben wir schon oben gedacht. Sie gehen aus dem Plexus ciliaris hervor und bilden im vorderen Teil des Irisstromas einen Plexus oder auch deren zwei. Zahlreiche Fasern dringen in den Sphincter iridis ein und bilden in ihm ein Geflecht. Andere Nervenbahnen sind für den M. dilatator bestimmt.

Begeben wir uns nun zurück zur Chorioidea. An sie schließt sich nach innen eine Schicht Pigmentepithel. Es besteht aus einer einfachen Lage sechsseitiger Zellen. Sie enthalten braune Pigmentkörnchen[3]). Hierauf folgt die unser Interesse am meisten fesselnde Schicht der Augenwandung. Es ist dies die Netzhaut, Retina. Sie umfaßt das Gebiet der innersten Schicht von der Austrittsstelle des N. opticus bis zum Pupillarrand der Iris. Wir sind der Pars iridica retinae bereits begegnet. Sie wird nämlich durch die innerste Pigmentschicht der Iris dargestellt. Auch das Corpus ciliare weist eine Pars ciliaris retinae auf. Sie besteht aus zwei Schichten, einmal aus langgestreckten Zylinderzellen und aus Pigment enthaltenden. Die ersteren entsenden von ihrer inneren Oberfläche aus Fasern, die in horizontaler Richtung eng zusammen liegen. Gegen die Linse zu bilden sie die Zonula ciliaris (Zinnii). Die Pigmentepithelschicht stellt die Fortsetzung derjenigen der Retina dar und schließt sich unmittelbar an diejenige der Iris an.

Der bedeutsamste Anteil der Retina ist ihre Pars optica. Ihr Bau ist ein auffallend komplizierter. Er erinnert ohne weiteres an denjenigen des Zentralnervensystems und insbesondere an den der Hirnrinde. Wir treffen auf Ganglienzellen, ein gliöses Stützgerüst und auf marklose Nervenbahnen. Diese letzteren liegen am weitesten nach innen. Sie grenzen unmittelbar an den Glaskörper und stellen Anteile des N. opticus dar. Sie schlagen alle die Richtung nach dem Sehnervenaustritt aus dem Bulbus ein.

---

[1]) *O. Berner:* Norsk magaz. f. laegevidensk. **86**. 123 (1925). — [2]) Vgl. über Methoden und Ergebnisse histologischer Untersuchungen am in situ befindlichen Auge mittels intravitaler Augenmikroskopie: *Leonhard Koeppe:* Die normale Histologie des lebenden Auges. Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch. **23**. 340 (1921). — *A. Vogt:* Atlas der Spaltlampenmikroskopie des lebenden Auges. J. Springer, Berlin 1921. — Ferner: *O. Knüsel* und *P. Vonriller:* Z. f. Augenheilkunde. **49**. 157 (1922). — [3]) Über Ortsveränderungen des Pigmentes vgl. *J. Boll:* A. f. (Anat. u.) Physiol. 4 (1877); 1 (1881). — *E. A. Fick:* Arch. f. Ophth. **37**. (2). 1 (1891). — Wir kommen auf diese Erscheinung noch zurück.

Nach außen zu, unmittelbar der oben genannten Pigmentepithelschicht benachbart, folgt die Neuroepithelschicht. Sie zeigt bei uns zwei Arten von Zellen. Sie sind nach dem Aussehen bestimmter Anteile davon Stäbchen- und Zapfenzellen genannt worden (vgl. Abb. 10, S. 46) [1]). Beide Zellarten besitzen ihren Kern in dem nach innen von einer gliösen Membran (M. limitans externa) gelegenen Anteil der Zellen. Der kernlose nach außen von dieser gelegene Teil des Neuroepithels stellt die Stäbchen- bzw. Zapfenschicht dar.

Die Stäbchenzelle besitzt als peripheres Endstück das Stäbchen. Dieses ist etwa 60 μ lang und 2—3 μ dick. Es weist ein homogenes Außenglied und ein feinkörniges Innenglied auf. Dieses letztere besitzt einen ellipsoiden, faserigen Körper, den sog. Fadenapparat. Das Außenglied ist stärker lichtbrechend als das Innenglied. Es enthält einen roten Farbstoff, Sehpurpur auch Sehrot oder Rhodopsin genannt [2]). Er zeigt die interessante Erscheinung, bei Belichtung ausgebleicht zu werden [3]). Wird die Netzhaut einige Zeit im Dunkeln aufbewahrt, dann tritt er wieder in Erscheinung. Der Farbstoff läßt sich mit Gallensäuren und gallensauren Salzen aus der Netzhaut ausziehen. An das Innenglied schließt sich der den Kern enthaltende Anteil der Zelle an. Das basale Ende der Zelle weist eine kleine keulenförmige, fortsatzreiche Anschwellung auf.

Die Zapfen der Zapfenzellen stellen deren äußeren Anteil dar. Auch sie weisen ein Außen- und ein Innenglied auf. Das erstere ist konisch. Es ist beträchtlich kürzer als der entsprechende Anteil des Stäbchens. Das Innenglied ist dick und bauchig aufgetrieben. Es enthält einen Fadenapparat. Die Gesamtgestalt der Zapfen ist flaschenförmig. Der innere Teil der Zapfenzellen ist breit und grenzt mit kugelförmig verbreitertem Fuße an die nächste, nach innen zu folgende Schicht der Retina. Von großem Interesse ist die Beobachtung, daß Stäbchen und Zapfen unter Lichteinwirkung Veränderungen zeigen, und zwar verlängern sich die Stäbchen bei Belichtung, während die Zapfen sich verkürzen [4]). Wir kommen auf diese Beobachtung noch zurück.

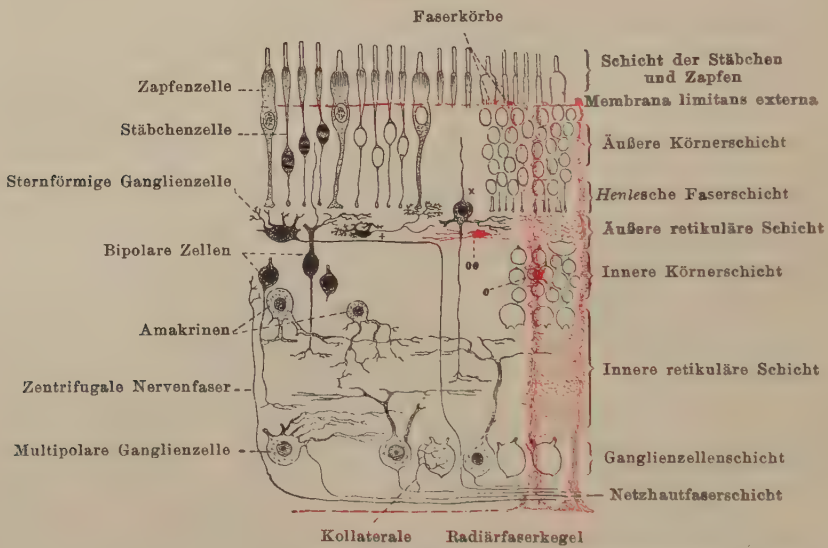
Die Stäbchen- und Zapfenzellen sind nicht gleichmäßig in der Retina verbreitet. Die ersteren sind in größerer Zahl vorhanden als die letzteren [5]). Es gibt in unserer Netzhaut eine Stelle, auf die wir bald noch zu sprechen kommen, genannt Macula lutea, an der ausschließlich Zapfenzellen vorkommen. In ihrer Umgebung ist diese Zellart von einem Kranze von Stäbchenzellen umgeben. Nach der Peripherie der Netzhaut zu überwiegen die letzteren Zellen mehr und mehr, bis schließlich die Zapfenzellen, ohne ganz zu fehlen, gegenüber den Stäbchenzellen ganz in den Hintergrund treten.

---

[1]) Entnommen: *Philipp Stöhr* und *Wilhelm v. Möllendorff:* Lehrbuch d. Histologie. S. 411. 20. Aufl. Gustav Fischer, Jena 1924. — [2]) *J. Boll:* Monatsber. der preuß. Akad. d. Wissensch. 783 (1876); Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 4 (1877); 1 (1881). — *W. Kühne:* Zbl. f. d. med. Wissensch. 33, 49, 193, 257, 753 (1877); *Hermanns* Handbuch d. Physiol. **3**. 325 (1879). — *A. Ewald* und *W. Kühne: Hermanns* Handbuch der Physiol. **1**. 139, 248, 370. — Vgl. auch *Heinrich Müller:* Z. f. wissenschaftl. Zool. **3**. 234 (1851).— *F. Leydig:* Lehrbuch der Histol. 238 (1857). — [3]) *W. Trendelenburg:* Zbl. f. Physiol. **17**. 720 (1904); Z. f. Psychol. und Physiol. der Sinnesorgane. **37**. 1 (1904). — *S. Garten:* Arch. f. Ophthalmol. **63**. 112 (1906). — [4]) Vgl. u. a. *Th. W. Engelmann: Pflügers* Arch. **35**. 498 (1885). — *Fujtia:* Arch. f. vergl. Ophthalmol. **2**. Nr. 2 (1911). — *R. Herzog;* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 413 (1905). — *R. Dittler: Pflügers* Arch. **117**. 295 (1907). — [5]) Manche „Nachttiere" (z. B. Eulen, Fledermäuse) haben nur Stäbchensehzellen, wieder anderen fehlen diese ganz (z. B. den Schlangen).

Die erwähnten Zellen der Neuroepithelschicht bilden den ersten Teil jenes Apparates, der die durch den Lichtreiz bewirkte Erregung weiterleitet. Wir werden später erfahren, daß Nervenzellen mit ihren Ausläufern als Neurone bezeichnet werden. Das Wesentliche dieser Benennung liegt in der Auffassung der Nervenzelle mit ihren Ausläufern als einer Einheit. Nach einer anderen Ansicht ziehen von Neuron zu Neuron Neurofibrillen, die Beziehungen zu Neurofibrillengittern besitzen, die außerhalb der Nervenzellen und ihrer Bahnen liegen. Wir wollen an dieser Stelle vorläufig die Frage offen lassen, welche von den beiden Ansichten die besser begründete ist und einstweilen von der Vorstellung des Vorhandenseins von Neuronen ausgehen. Wir können die Zapfen- und Stäbchensehzellen als solche betrachten, und zwar stellt jede einzelne Zelle der

Abb. 10.



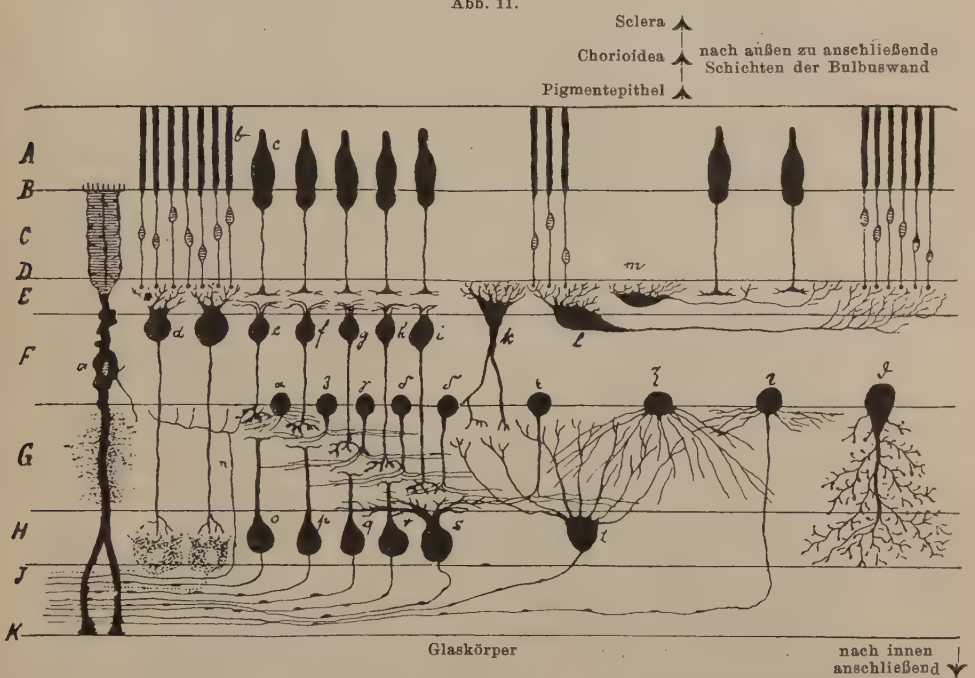
Schema der menschlichen Netzhaut. Rot = Stützsubstanz (Glia). *o* = kernhaltiger Teil der Radiärfasern.

genannten Art ein Neuron dar. Innerhalb der Netzhaut schließt sich diesem ersten Neuron ein zweites an [1]). Dieses zeigt bipolare Ganglienzellen. Wie in Abb. 10 und 11 [2]) deutlich zu erkennen ist, stehen diese mittels eines Fortsatzes mit den Neuroepithelzellen in Verbindung. Er teilt sich und breitet sich der Fläche nach aus. Unter Zerfall in feinste Fibrillen entsteht ein Fasergewirr. An diesem sind auch Fasern benachbarter Ganglienzellen beteiligt. Ein Fortsatz strebt zwischen den Neuroepithelzellen in die Höhe und bildet in der Nähe der Membrana limitans externa eine kleine Verdickung. Ein anderer Fortsatz der bipolaren Ganglienzellen (der Neurit) steht unter Auflösung in feine Äste mit den Dendriten einer dritten Ganglien-

[1]) *S. Ramón y Cajal:* Die Retina der Wirbeltiere (übersetzt von *Greeff*). Berlin 1894; — vgl. auch La Cellule. **9**. Fasc. 1. 361 (1893). — [2]) Entnommen: *F. Merkel* und *R. Bonnet:* Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. **2**. Beitrag von *F. Merkel* und *E. Zuckerkandl:* 251 (1893).

zelle in Beziehung. Es beginnt das dritte Neuron. Es wird von großen, multipolaren Zellen dargestellt. Sie senden einen Fortsatz (den Neuriten) nach innen. Er erreicht die Nervenfaserschicht der Retina und verläuft mit den übrigen Nervenbahnen jener Stelle zu, die wir schon S. 39 geschildert haben. Es ist dies der Ort des Sehnervenaustrittes [1]). Alle die Nervenfaserschicht der Retina bildenden Nervenfasern sind marklos. Nach innen von ihr, dem Glaskörper direkt benachbart befindet sich die sog. Membrana limitans interna (vgl. über ihre wahre Natur S. 48). Die zuletzt genannte Ganglienzellenschicht hat auch den Namen Ganglion nervi

Abb. 11.



Schema der Retina, zusammengestellt von *Kallius* nach den Arbeiten von *Ramón y Cajal*. *A* = Schicht der Stäbchen und Zapfen. *B* = Membrana limitans externa. *C* = äußere Körnerschicht. *D* = *Henle*sche Fasernschicht. *E* = äußere plexiforme Schicht. *F* = innere Körnerschicht. *G* = innere plexiforme Schicht. *H* = Ganglienzellenschicht. *J* = Nervenfasernschicht. *K* = Membrana limitans interna. *a* = *Müller*sche Stützzelle. *b* = Stäbchen. *c* = Zapfen. *d* = zu einem Stäbchen gehörige bipolare Zelle. *e—i* = zu den Zapfen gehörige bipolare Zellen. *k—m* = horizontale Zellen. *n* = zentrifugale Nervenfasern. *o—t* = Ganglienzellen. *α—ε* = Schichten bildende Amakrinen. *ζ*, *ϑ* = diffuse Amakrinen. *η* = nervöser Spongioblast.

optici erhalten. Die einzelnen Ganglienzellen sind verschieden groß. Es finden sich in ziemlich regelmäßigen Abständen Riesenganglienzellen.

Von allergrößter Bedeutung ist der Umstand, daß in der Netzhaut ganz entsprechend den im Zentralnervensystem herrschenden Verhältnissen Nervenzellen vorhanden sind, die nach Art der Assoziationssysteme, die

[1]) Wir verwenden absichtlich den sonst gebräuchlichen Ausdruck „Sehnerveneintritt“ nicht, weil es übersichtlicher ist, alle Nervenbahnen im Sinne ihrer „biologischen“ Leitungsrichtung zu benennen, d. h. allgemein die zentrifugalen Bahnen vom Zentrum nach der Peripherie und die zentripetalen von der letzteren nach dem ersteren verlaufen zu lassen. Der N. opticus stellt in der Hauptsache eine zentripetale Bahn dar.

wir noch eingehender kennen lernen werden, innerhalb der Retina Ganglienzellen mit einander in Beziehung bringen, und zwar nicht im Sinne einer direkten Erregungsleitung, wie sie in der Verbindung der drei oben genannten Neurone zum Ausdruck kommt, sondern in dem einer Verknüpfung einzelner Anteile dieses Erregungsleitungssystems. Es sind Zellen, die, wie in ihrer Benennung — Horizontalzellen — zum Ausdruck kommt, ihre Ausläufer in der Hauptsache in einer Ebene aussenden. Sie vermitteln Beziehungen zu Gruppen von Neuroepithelzellen. Solche stellen auch eigenartige Zellen her, die wegen ihrer Größe und dem Fehlen langer Fortsätze den Namen amakrine Zellen erhalten haben. Es ist von größtem Interesse, daß nicht zu jeder Neuroepithelzelle eine Optikusfaser gehört, vielmehr mehrere davon zusammengefaßt und in Verbindung mit einer Ganglienzelle gebracht werden.

Hervorgehoben sei, daß auch zentrifugale Bahnen im N. opticus nachgewiesen sind[1]). Sie entstammen Ganglienzellen des Gehirns und haben Beziehungen zu den großen Ganglienzellen der Retina. Die in der Retina vorhandenen Zellen werden mit ihren Anteilen durch gliöses Gewebe zusammengehalten. Es bildet das Stützgewebe der Netzhaut und entspricht in seiner Funktion den Bindegewebszellen und -fasern anderer Gewebe. Die einzelnen Elemente des genannten gliösen Gewebes sind teils in Gestalt von Radiärfasern (*Müller*sche Stützzellen), teils von konzentrischen Stützzellen angeordnet. Die ersteren bilden langgestreckte Zellen. Sie beginnen mit einem keilförmigen Fuß, dessen verdickte Grundflächen so dicht zusammengefügt sind, daß der Eindruck einer Membran entsteht. Es ist dies die schon S. 47 erwähnte Membrana limitans interna. Die *Müller*schen Stützzellen verlaufen durch alle Schichten der Retina hindurch bis zur Membrana limitans externa. Unterwegs werden seitliche Fortsätze zur Stütze der Ganglienzellen und ihrer Ausläufer abgegeben. Die konzentrischen Stützzellen breiten sich der Fläche nach aus und geben lange Ausläufer ab. Eine weitere Form von stützenden Elementen bilden die sog. Faserkörbe, die von der Membrana limitans externa aus in Form von Körbchen die Grundflächen der Stäbchen und Zapfen umgeben.

Die Retina zeigt nicht in ihrer ganzen Ausdehnung den gleichen Bau. Einerseits ergibt sich ein abweichendes Verhalten gegen die Peripherie zu. Es vollzieht sich der Übergang zu jenem Teil der Netzhaut, den wir im Zusammenhang mit Ziliarkörper und Iris kennengelernt haben. Es ist dies die Gegend der Ora serrata. Schon bevor diese erreicht ist, sind Optikusfasern und Ganglienzellen verschwunden. Vom Sinnesepithel sind noch einige Zapfen, jedoch in unvollkommener Ausbildung (die Außenglieder fehlen zum Teil) anzutreffen. Stark entwickelt sind die oben als Stützzellen angeführten Radiärfasern. Sicherlich steht dieser Teil der Netzhaut in keiner Beziehung zum Sehvorgang.

Eine weitere Sonderstellung in der Retina nimmt jener Teil ein, der als Papilla nervi optici den Sehnervenaustritt darstellt. Er weist von ihren Anteilen einzig und allein Nervenfasern auf. Wir werden erfahren, daß von dieser Stelle aus die Auslösung von Lichtempfindungen unmöglich ist.

---

[1]) *A. G. H. van Genderen Stort:* Arch. f. Ophthalmol. **33**. (3). 229 (1887). — *Th. W. Engelmann: Pflüger*s Arch. **35**. 498 (1885). — *W. Nahmmacher:* Ebenda. **53**. 375 (1893).

Normale Nervenfaserstreifung der Retina.

Ganz besonders oft werden wir bei der Besprechung des Sehvorganges auf eine Stelle der Netzhaut stoßen, die nach außen vom Sehnerveneintritt liegt und die beim scharfen Sehen zur Einstellung kommt, d. h. es wird das Netzhautbild auf jenem Bezirk entworfen. Es ist dies die Fovea centralis. Sie bildet einen Teil des ohne weiteres an der gelben Farbe[1]) erkennbaren Abschnittes der Netzhaut, genannt Macula lutea, gelber Fleck. In Abb. 8, S. 40 ist die Lage dieser wichtigen Stelle zum Sehnervenaustritt zu erkennen. Auffallend ist zunächst das Verhalten des Verlaufes der Optikusfasern im Gebiete des gelben Fleckes. Es ziehen Fasern von seinem medialen Teil direkt zur Sehnervenaustrittsstelle. Dieses gut unterscheidbare Nervenfaserbündel hat die Bezeichnung papillo-makuläres Bündel erhalten. Die von anderen Stellen der Netzhaut kommenden Bahnen weichen bogenförmig an der Macula lutea aus. Vgl. hierzu Taf. I[2]). Sie gibt das Aussehen der Netzhaut bei Betrachtung in rotfreiem Licht wieder. In der Macula lutea selbst erfährt die Retina eine Zunahme ihrer Mächtigkeit, um dann gegen die Fovea centralis hin mehr und mehr abzunehmen. Vgl. hierzu Abb. 12, S. 50[3]). Die letztere besteht im Zentrum (im Fundus foveae) nur aus Zapfenzellen. Diese sind größer als an anderen Stellen der Netzhaut. Im peripheren Teil der Makula ist die Schicht der bipolaren Ganglienzellen ganz besonders mächtig. An Stelle von einer solchen finden wir mehrere. Auch sonst ist eine Vermehrung von Elementen der Retina vorhanden. Vom Neuroepithel begegnen wir auch hier nur Zapfenzellen. Ein gelber Farbstoff gibt dieser Stelle der Netzhaut ein äußeres Kennzeichen.

Folgen wir dem Nervus opticus. Umhüllt von drei bindegewebigen Scheiden, der Dura mater, der Arachnoidea und der Pia, zieht er durch die Orbita zum Gehirn. Bedeutungsvoll sind die Beziehungen der zwischen den genannten Hüllen befindlichen, mit Flüssigkeit gefüllten Räume zu den entsprechenden in der Schädelhöhle vorhandenen, d. h. dem Subdural- und dem Subarachnoidalraum. Ferner stehen die genannten Spalträume der Scheiden des N. opticus unter sich durch das Chiasma hindurch in Beziehung. Dura- und Piascheide gehen in die Sklera über. Die Arachnoidea hört kurz vor dem Ansatz an ihr auf. Die Piascheide dringt in den N. opticus ein und teilt ihn in etwa 800—1200 kleine Bündel. Jedes davon enthält markhaltige Nervenfasern, die keine *Schwann*sche Scheide besitzen. Der Besitz einer Markscheide bedingt, daß der Sehnerv, sobald er als markhaltiger Strang den Bulbus verläßt, beträchtlich an Umfang zunimmt. Der Nervus opticus zieht, nachdem beim Menschen ein Teil der Fasern auf die andere Seite übergetreten ist, hirnwärts. Wir wollen der Sehbahn weiter folgen, sobald wir uns über die Funktion des Auges in seiner Eigenschaft als dioptrischer Apparat unterrichtet haben, und ferner das erörtert ist, was wir bis jetzt über die Funktion der Netzhaut wissen.

---

[1]) Es war bezweifelt worden, daß die Macula lutea im lebenden Auge einen gelben Farbstoff besitzen sollte. Exakte Untersuchungen haben jedoch eindeutig gezeigt, daß es der Fall ist. Vgl. *F. Dimmer:* Arch. f. Ophthal. **65**. 486 (1907). — *A. Vogt:* Ebenda. **84**. 306 (1913); Monatsbl. f. Augenheilkd. **60**. 449 (1918); **66**. 321 (1921) — *S. W. Kravkov: Pflügers* Archiv. **210**. 781 (1925). — [2]) Entnommen: *A. Vogt:* Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden (herausgegeb. von *Emil Abderhalden*). Abt. V, Teil 6, Tafel I. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1922. — [3]) Entnommen: *Philipp Stöhr* und *Wilhelm v. Möllendorff:* Lehrbuch der Histologie. S. 416. 20. Aufl. Gustav Fischer, Jena 1924.

Abb. 12.

Horizontalschnitt durch die Macula lutea und die Fovea centralis eines 60 Jahre alten Mannes. 135mal vergrößert. Der Schnitt geht nicht genau durch die Mitte der Fovea, denn dort sind nur Zapfenzellen und nicht, wie hier, noch Reste der zusammenfließenden inneren Körner- und Ganglienzellenschicht vorhanden.

Wir werden dann die Frage nach der „Struktur" des optischen Empfindungszentrums schärfer begrenzen können, als wenn wir jetzt der Sehbahn ausschließlich von morphologischen Gesichtspunkten geleitet folgen würden.

In der Achse des N. opticus verläuft das die Retina mit Nahrungsstoffen und vor allem auch mit Sauerstoff versorgende Blutgefäß, die Arteria centralis retinae[1]). Sobald sie die Oberfläche der Papilla nervi optici erreicht hat, teilt sie sich in einen aufwärts und einen abwärts verlaufenden Ast. Versorgt wird die ganze Pars optica retinae bis zur Ora serrata. Die Art. centralis retinae gibt auf ihrem Verlauf auch Äste an den Sehnerven ab[2]). Das mit Stoffwechselprodukten beladene Blut strömt durch die parallel mit den entsprechenden Arterienästen verlaufenden Venen dem Herzen zu. Die Venenstämmchen sammeln sich zur Vena

[1]) Vgl. über die Zirkulationsverhältnisse im Auge: *Th. Leber:* Handbuch der gesamten Augenheilkd. *(Graefe-Saemisch).* 2. Aufl. I. Teil. **2.** 1 (1903). — [2]) Die angenommenen Beziehungen der Art. centralis retinae zu den Aa. ciliares posteriores sind bestritten. Vgl. *Beauvieux* und *R. Gouelmino:* C. r. de la soc. de biol. **90.** 1241 (1924). — *Beauvieux* und *K. Ristitch:* Arch. d'ophthalm. **41.** 352 (1924).

centralis retinae. Der Verlauf der Blutgefäße in der Netzhaut ergibt sich aus Taf. II.

Verlassen wir die Netzhaut, und dringen wir weiter in das Innere des Auges vor, dann stoßen wir auf den Glaskörper, Corpus vitreum. Er grenzt nach vorne an die Linse und die Zonula ciliaris und im übrigen an das Gebiet der Retina (vgl. hierzu Abb. 8, S. 40). Neben ganz wenig Eiweiß (Muzin, Globulin und Spuren von Glutin) und Mineralstoffen — die Trockensubstanz macht etwa 1·1% des ganzen Glaskörpers aus — besteht er aus Wasser[1]). Er zeigt eine gallertartige Beschaffenheit. Das Corpus vitreum besitzt eine Struktur[2]). Feinste Faserzüge durchziehen den Glaskörper nach allen Seiten. Sie verdichten sich überall da, wo sie in der Peripherie an Gewebe angrenzen. Im Glaskörper sind nur ganz spärlich Zellen vorhanden. Über seine Bildung und seine Erhaltung sind wir nicht ausreichend unterrichtet.

Es bleibt uns nun noch die Betrachtung eines besonders interessanten und wichtigen Teiles des Auges. Es ist dies die Linse, Lens crystallina. Sie enthält, umgeben von einer homogenen Membran, Epithel und von diesen ausgehende Fasern. Das erstere ist in der Nähe der Linsenachse niedrig, kubisch. Von da aus werden die Zellen fortlaufend schmäler und höher, je mehr sie sich dem Äquator der Linse nähern. An diesem gehen sie in die sogenannten Linsenfasern über. Diese bilden die eigentliche Grundsubstanz der Linse. Sie haben die Gestalt meist sechsseitiger, prismatischer Bänder. Sie sind an beiden Enden kolbig verdickt. Uns interessiert der Umstand ganz besonders, daß die Linse weder in der Brechkraft ihrer einzelnen Anteile, noch in ihrer Krümmung einheitlich ist. Vgl. hierzu Abb. 8, S. 40. Von größter Bedeutung sind ihre elastischen Eigenschaften, die sicherlich durch die Ausbildung und Anordnung der Linsenfasern verstärkt werden. Sie halten sich nicht durch das ganze Leben auf gleicher Höhe, vielmehr zeigt sich mit zunehmendem Alter eine Abnahme der Elastizität. Die Linse besteht zu etwa $^1/_3$ aus Eiweiß. Es sind verschiedene Proteine in ihr nachgewiesen worden, nämlich zwei sogenannte Kristalline (α und β), in Spuren Albumin und endlich ein Albumoid genannter, unlöslicher Eiweißkörper[3]). Das Mengenverhältnis, in dem die Kristalline in der Linse enthalten sind, wechselt mit dem Alter.

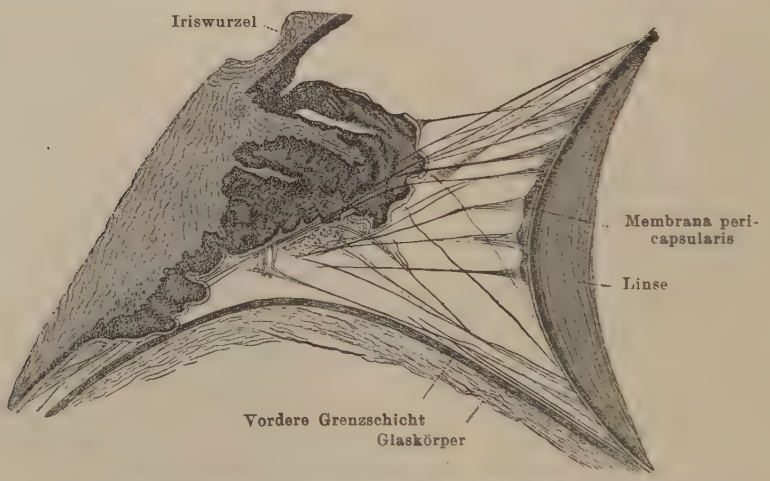
Erwähnt sei an dieser Stelle die Zonula ciliaris (Zinnii). Sie besteht aus feinen, homogenen Fasern, die von einer der Ora serrata unmittelbar benachbarten Zone der Pars ciliaris retinae ausgehen und zum größten Teil in den Tälern zwischen den Ziliarfortsätzen gegen die Linsen ziehen, um sich an deren Äquator an der Linsenkapsel anzusetzen (vgl. hierzu Abb. 9, S. 43 und Abb. 13, S. 52)[4]). Wir werden auf dieses Gebilde bei der Besprechung der Funktion des Ziliarmuskels zurückkommen.

---

[1]) Vgl. hierzu *A. Jess:* Bericht über die 43. Versammlung der deutschen ophth. Ges. Jena 1922. — Eine genaue Analyse der Inhaltsstoffe des Glaskörpers findet sich bei *T. Ikeda:* J. of orient. med. **2.** 135 (1924). — *M. Cohen, John A. Killian* u. *N. Metzger:* Proceed. of the soc. f. exp. biol. and med. **22.** 445 (1925). — [2]) *G. Fracassi:* Arch. f. Ophthal. **111.** 219 (1923). — *Max Baurmann:* Ebenda. **111.** 352 (1923). — [3]) Vgl. *C. Th. Mörner:* Z. f. physiol. Chemie. **18.** 61 (1894). — *Pautz:* Z. f. Biol. **31.** 212 (1904). — *A. Jess:* Z. f. physiol. Chemie. **61.** 93 (1913); **110.** 266 (1920); **122.** 160 (1922); Arch. f. Ophth. **109.** 463 (1922). — [4]) Entnommen: *Fr. Kopsch: Raubers* Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 7. Aufl. Abt. 6. 953. Georg Thieme, Leipzig 1908.

Wir haben uns absichtlich etwas eingehender mit dem Bau des Auges beschäftigt, weil die Funktionen seiner Anteile nur unter dessen Berücksichtigung verständlich sind. Wir haben, vom Standpunkte der Funktionen aus betrachtet, folgende Anteile zu unterscheiden, von denen übrigens welche, wie z. B. die Hornhaut, verschiedene Aufgaben erfüllen können. Einmal sind Sclera und Hornhaut Teile der Hülle des Auges. Dann folgt die Chorioidea, die als hervorstechendste Funktion die Vermittlung von Nahrungsstoffen mittels des in ihr enthaltenen Kapillarsystems und die Wegleitung von Stoffwechselprodukten aufweist. Zu dem Sehvorgang im besonderen steht von allen Geweben einzig und allein die Netzhaut mit bestimmten ihrer Anteile in Beziehung. In ihr erfolgt die Reizeinwirkung und die Erregungsauslösung. Sie besitzt ein eigenes Blutgefäßsystem. Außer den genannten Geweben mit ihren Besonderheiten haben wir weiterhin im Auge Einrichtungen, die einerseits Einfluß auf den Verlauf der Licht-

Abb. 13.



Zonula ciliaris eines Erwachsenen. Medianschnitt.

strahlen besitzen und andererseits die die Netzhaut erreichende Lichtmenge abstufen. Die letztere Funktion fällt der Iris zu, und zwar erfüllt sie diese mittels der in ihr enthaltenen Muskulatur. Was die zuerst genannte Aufgabe anbetrifft, so liegen die Verhältnisse insoweit ohne weiteres klar, als wir es mit einer ganzen Anzahl von durchsichtigen, d. h. Strahlen bestimmter Wellenlänge hindurch lassenden Medien zu tun haben. Die direkt von einer Lichtquelle kommenden oder von einem belichteten Gegenstand reflektierten Strahlen treffen als erstes Medium eine Flüssigkeit, die in dünner Schicht die Hornhaut überzieht. Sie entstammt der Tränendrüse. Dann folgt die Cornea selbst. Nachdem ihre Schichtungen durchsetzt sind, gelangt der Lichtstrahl in ein neues Medium, nämlich den Inhalt der vorderen Augenkammer, genannt Kammerwasser, Humor aqueus. Dann folgt die Linse mit ihren sich optisch verschieden verhaltenden Schichten, und endlich muß der Glaskörper passiert werden. Auch dann ist jener Teil der Netzhaut, der allgemein als auf Lichtenergie eingestelltes

Sinnesepithel betrachtet wird, nämlich die Stäbchen- und Zapfenzellenschicht, noch nicht erreicht, vielmehr muß die marklose Nervenfaserschicht und daran anschließend die Zone der Ganglienzellschichten durchdrungen werden, liegen doch die genannten Zellen in der äußersten Schicht der Retina, nur durch die Pigmentepithelschicht von der Chorioidea getrennt. Ein Blick auf die Abb. 8, S. 40 und Abb. 11, S. 47 macht den geschilderten Weg der Lichtstrahlen ohne weiteres verständlich.

Werfen wir einen Blick auf die Anteile des Auges, denen wir eine bestimmte Aufgabe zuweisen konnten, und vergleichen wir damit diejenigen Gewebe, die wir bei der Besprechung des Baues des Auges kennen gelernt haben, dann fällt uns auf, daß wir den Ziliarkörper und insbesondere auch die in ihm befindliche Muskulatur außer acht gelassen haben und doch ist deren Funktion von grundlegender Bedeutung für das Sehen. Wir werden bald erfahren, daß der Ziliarmuskel in Beziehung zum Brechungsvermögen der Linse steht. Damit ist schon angedeutet, daß dieses keine konstante Größe darstellt.

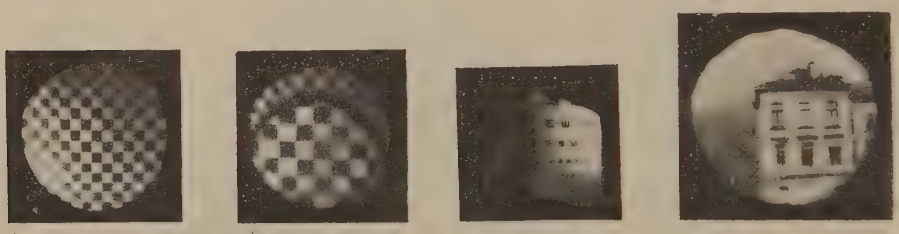
Es wird unsere nächste Aufgabe sein, zu ergründen, welchen Einflüssen die ins Auge eindringenden Lichtstrahlen auf ihrem Wege durch die genannten Medien unterworfen sind. Wir bedürfen, um uns ihr widmen zu können, zuvor noch der Beantwortung einer Frage von grundlegender Bedeutung. Aus dem oben Dargelegten ergibt sich ohne weiteres, daß das Auge, als dioptrischer Apparat betrachtet, nicht einem einfachen optischen Systeme, sondern einem zusammengesetzten entspricht. Haben wir ein solches vor uns, dann interessieren wir uns — abgesehen vom Brechungsindex jeder an seiner Zusammensetzung beteiligten brechenden Fläche, ferner von der Art und Größe ihrer Krümmung und der Lage ihrer optischen Mittelpunkte zu einander — vor allem für den Abstand, den die genannten Flächen zu einander haben. Wir wissen, daß wir z. B. durch Veränderung der Entfernung zweier Linsen bei Gleichbleiben der übrigen Momente, die Einfluß auf den Strahlengang besitzen, diesen ganz wesentlich beeinflussen können. Wie verhält sich in unserem Auge der Abstand der einzelnen für die Strahlenbrechung in Frage kommenden Flächen zu einander? Ist zunächst der Abstand der Hornhaut von der Netzhaut ein festgelegter, oder ist er veränderbar? Diese Frage wird sofort verständlich, wenn wir den folgenden einfachen, schon im Jahre 1619 vom Jesuitenpater *Scheiner*[1]) ausgeführten Versuch in seinem Ergebnis mitteilen. Präpariert man bei einem aus der Augenhöhle entfernten Auge am zweckmäßigsten möglichst in der Nähe des hinteren Augenpoles die Sclera und Chorioidea sorgfältig ab, so daß die Netzhaut sichtbar wird, dann erkennt man auf dieser von einem dem Bulbus gegenübergestellten Objekt ein Bildchen. Vergleiche hierzu die Abb. 14—17, S. 54, in denen Photographien dargestellt sind, die nach Abtragung der Sclera erhalten wurden. Verwendet wurden Augen vom Hunde. Abb. 14 und 15 stellen das Bild eines Schachbrettmusters dar. Bei der Aufnahme von Abb. 15 tauchte die Cornea zum Teil in *Ringer*sche Lösung. Aus diesem Grunde zeigt der untere Teil der Abbildung eine stärkere Vergrößerung. Abb. 16 gibt das Netzhautbild einer Leseprobe und Abb. 17 dasjenige des anatomischen Institutes zu Inns-

[1]) *C. Scheiner:* Oculus, sive fundamentum opticum. Inspruck 1619.

bruck wieder [1]). Netzhautbilder kann man auch ohne Abtragung von Wandteilen an Augen von albinotischen Tieren beobachten. Bei diesen fehlt das Pigment, oder es ist doch so stark vermindert, daß das auf der Retina entworfene kleine Bild durch die Sclera hindurch erkannt werden kann. Endlich kann man auch bei Personen mit wenig pigmentierten Augen das erwähnte Bild direkt erkennen, wenn man bei stark nach auswärts gewendetem Auge eine helle Flamme vor dieses bringt.

Das erwähnte Bild erweist sich als ein reelles, verkleinertes, umgekehrtes. Es unterliegt keinem Zweifel, daß seine Entstehung in der Netzhaut für die Wahrnehmung des es verursachenden Objektes von ausschlaggebender Bedeutung ist. Es ist der sichtbare Ausdruck für die lokalisierte, in Beziehung zu Objektpunkten stehende Auslösung von Erregungen. Wir erkennen, daß zwischen Objekt und den in der Netzhaut in den erregten Zustand gebrachten Stellen geordnete Beziehungen bestehen. Es sei an dieser Stelle nochmals, um zum vorneherein Mißverständnissen vorzubeugen, mit allem Nachdrucke hervorgehoben, daß wir von der Entstehung von Netzhautbildern keine direkte Kenntnis erhalten. Alle Emp-

Abb. 14. Abb. 15. Abb. 16. Abb. 17.



findungen kommen in der Großhirnrinde zur Auslösung. Wir projizieren das Gesehene an bestimmte Stellen des Raumes und nicht an den Ort der Reizauslösung.

Sehen wir uns unter den bekannten optischen Apparaten um, dann drängt sich uns sofort der Vergleich mit einer Camera obscura auf [2]). Sie liefert auch reelle und umgekehrte Bilder. Wir brauchen uns bei der Einrichtung der Camera obscura nicht aufzuhalten. Jedermann kennt sie, stellt doch jeder photographische Apparat eine solche dar. Beschäftigen wir uns mit der Bildaufnahme mittels eines solchen, dann erfahren wir bald, daß die „Schärfe" des aufgenommenen Bildes von der Entfernung des Objektes von der Linse abhängt. Um in weitem Ausmaße mit ein und demselben Apparate ohne Veränderung des brechenden Mediums gute Aufnahmen machen zu können, ist der Abstand zwischen diesem und der lichtempfindlichen Wand, auf der das Bild entsteht, veränderlich. Wäre das nicht der Fall, dann müßten für verschiedene Entfernungen zwischen

[1]) Ich verdanke die Abbildungen der Freundlichkeit von Herrn Kollegen *E. Brücke*, Innsbruck. Vgl. auch *Ko. Hidano: Pflügers* Archiv. **212**. 163 (1926). — [2]) Vgl. über die Geschichte der Auffassung des Auges als Camera obscura bzw. über die Art der Entstehung des Netzhautbildes. *Ed. Pergens:* Klin. Monatsbl. für Augenheilkunde. **42**. (1). 137 (1904).

Gegenstand und Apparat verschieden stark brechende Linsen eingeschaltet werden.

Nun wissen wir aus Erfahrung, daß viele Menschen in weitem Abstand vom Auge befindliche Gegenstände ebenso scharf erkennen, wie wenn sie solchen genähert sind. Allerdings kommen wir bei fortgesetzter Annäherung von Objekten schließlich in einen Bereich, in dem ein scharfes Erkennen nicht mehr möglich ist. Erst durch Abrücken des Gegenstandes vom Auge wird dieses wieder erreicht. Aus dieser Feststellung ergibt sich ohne weiteres, daß im Auge Einrichtungen vorhanden sein müssen, die entweder den Abstand zwischen lichtbrechendem System und der Netzhaut oder aber die Brechkraft des ersteren verändern. In unserem Auge ist die Aufgabe, auf der Retina innerhalb einer gewissen Abstandsweite der Gegenstände vom Auge scharfe Bilder zu erhalten, in der zuletzt genannten Art gelöst [1]), und zwar kommt, da die Hornhaut, die übrigens die stärkste Brechkraft von allen in Frage kommenden Medien aufweist, in ihrer Krümmung unveränderlich ist [2]), nur die Linse in Betracht.

Es steht somit fest, daß der Abstand von Hornhaut und Netzhaut eine für jedes Individuum gegebene Größe darstellt. Da das Auge mit dem Organismus wächst, muß jener je nach dem Alter verschieden sein. Nun versteht es sich nicht ohne weiteres, daß der Augapfel eine bestimmte Gestalt wahrt, besteht er doch nicht aus starren Anteilen! Wir haben hinter der Hornhaut das Kammerwasser und hinter der Linse den halbflüssigen Glaskörper. Betasten wir den Bulbus, dann wird uns klar, weshalb er eine bestimmte Ausdehnung besitzt. Wir können seine Wand nicht ohne weiteres eindrücken. Wir müssen vielmehr einen bestimmten Druck, der innerhalb der Wandungen des Augapfels vorhanden ist, überwinden. Er ist abhängig von der Elastizität der Wand und von der Füllung des Bulbus (Flüssigkeit, Gewebe und Füllungszustand der Blutgefäße). Man hat ihn gemessen, und zwar teils direkt durch Verbindung des Augeninnern mit einem Manometer, teils indirekt mittels besonderer Apparate [3]) und gefunden, daß er 20—30 *mm* Hg beträgt. Der intraokulare Druck zeigt innerhalb gewisser Grenzen Schwankungen. Sie stehen in direkter Beziehung zum Blutdruck jener Arterien, die sich im Augeninnern befinden. Der erwähnte Druck zeigt die diesem eigentümlichen systolischen und diastolischen Veränderungen [4]). Selbstverständlich muß der Blutdruck höher als der intraokulare Druck sein,

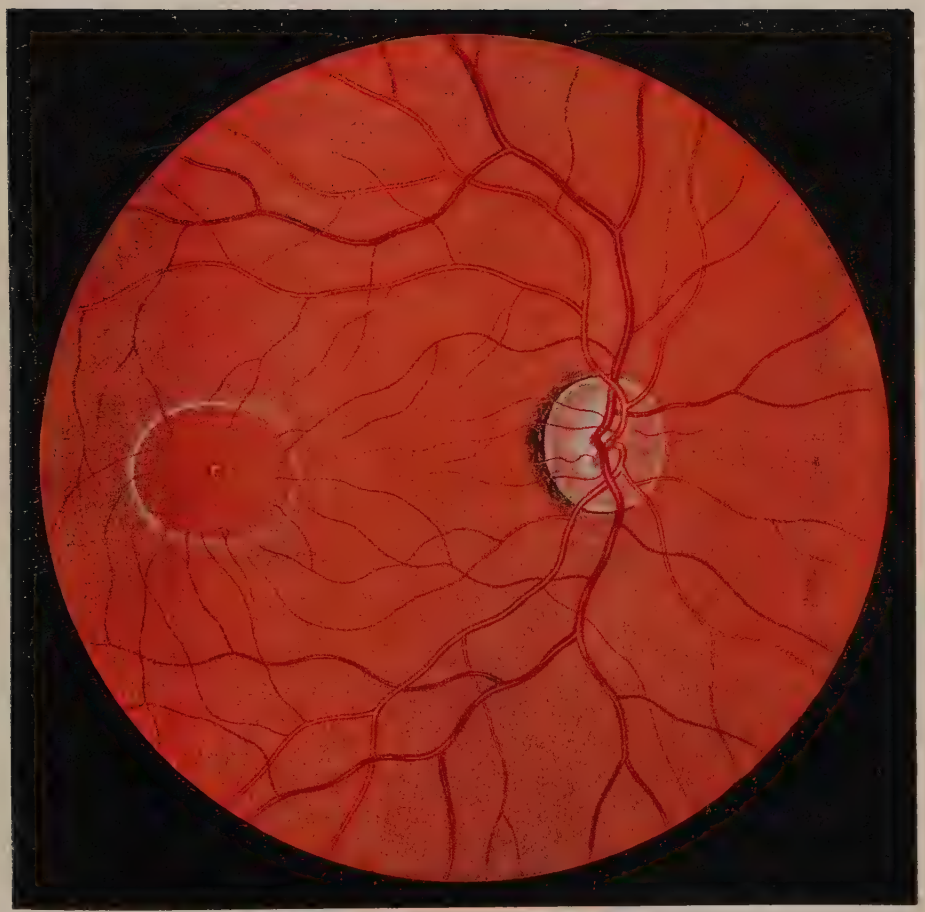
---

[1]) Das Problem der Erzeugung von Bildern auf der Netzhaut bzw. den den Lichtreiz aufnehmenden Stellen ist in der Tierreihe nicht einheitlich gelöst. So ist z. B. bei Fischen das Auge in Ruhe in die Nähe eingestellt. Sollen entferntere Objekte erkannt werden, was nur auf Grund scharfer Netzhautbilder möglich ist, sofern ein genaues Wahrnehmen in Frage kommt, dann wird die kugelige Linse mittels eines besonderen Muskels — genannt M. retractor lentis — dem Augenhintergrund genähert. Bei den Amphibien wird die Linse mittels eines Muskelapparates nach vorwärts geschoben und dadurch eine Einstellung auf bestimmte Entfernungen von Objekten bedingt. Bei diesen Tierklassen bleibt die Linse in ihrer Brechkraft unverändert. Bei den Vögeln, Säugetieren und beim Menschen bleibt die Linse an Ort und Stelle. Es wird ihre Krümmung und damit ihre Brechkraft durch besondere Vorrichtungen verändert. Diese sind bei der ersteren Tierklasse andere als bei den Säugetieren und bei uns. — [2]) Der Umstand, daß die Kornea im Laufe des Lebens und bei pathologischen Zuständen ihre Krümmung verändern kann, kommt hier nicht in Betracht. Hier handelt es sich um fortlaufend mögliche Änderungen der Brechkraft unter Rückkehr zu einem in langen Zeitabschnitten festgelegten Ausgangspunkt. — [3]) Vgl. u. a. *E. Mangold* u. *C. Detering: Pflügers* Arch. **201**. 202 (1923). — [4]) Vgl. hierzu Physiologie II, Vorlesung 12.

denn es würde sonst das Strömen des Blutes im Augeninnern nicht möglich sein. Nur vorübergehend kann er den Blutdruck, ohne daß Störungen entstehen, übersteigen. Wir kennen einen Zustand, in dem der intraokulare Druck rasch ansteigt und einen hohen Grad erreichen kann. Es ist dies das für das Auge so verhängnisvolle Glaukom. Seine Entstehung ist auch heute noch nicht so eindeutig aufgeklärt, daß an die Stelle verschiedener Meinungen über seine Ursache eine bestimmte, durch eindeutige Beobachtungen gestützte Ansicht gesetzt werden könnte. Interessiert uns die Frage an und für sich, wie so es kommt, daß der intraokulare Druck unter normalen Verhältnissen eine bestimmte Größe zeigt, so hat sie insbesondere durch das Auftreten hoher Drucke mit ihren verhängnisvollen Folgen eine ganz besondere Bedeutung erlangt. Noch von einem anderen Gesichtspunkte aus haben jene Momente, die dafür sorgen, daß der Bulbus eine bestimmte pralle Füllung zeigt, das Interesse der Forscher gefesselt. Betrachten wir den Bulbusinhalt, dann erkennen wir einerseits Gewebe (Iris, Ziliarkörper, Linse usw.), die einen bestimmten Turgor zeigen und einen entsprechenden Raum einnehmen, ferner Lymph- und Blutbahnen, deren Füllungszustand wechseln kann und endlich Flüssigkeiten — Kammerwasser, Humor aqueus, und Glaskörper, Humor vitreus. Alle diese Anteile des Bulbusinhaltes müssen in geregelter Beziehung zu einander stehen, damit ein bestimmter Innendruck aufrecht erhalten werden kann. Es kann z. B. die Füllung der Blutgefäße unter Umständen beträchtlichen Schwankungen unterliegen. Betrachten wir die Möglichkeiten eines „Ventils", das bei Überdruck den intraokularen Druck senkt und bei Unterdruck ihn steigen läßt, dann wird unsere Aufmerksamkeit ohne weiteres auf die im Auge befindliche Flüssigkeit — Humor aqueus und vitreus — gelenkt. Vor allem könnte das Kammerwasser durch Ab- oder Zunahme regulierend in die Druckverhältnisse im Inneren des Auges eingreifen. Der ganze Vorgang könnte automatisch geregelt sein. Daneben könnte ein, wenn auch langsamer, so doch ununterbrochener Flüssigkeitsstrom im Auge stattfinden, d. h. beständig Kammerwasser gebildet und entsprechend abgeleitet werden.

Betrachten wir zunächst ganz kurz die in Frage kommenden anatomischen Verhältnisse. Im Bulbus sind keine eigentlichen Lymphgefäße vorhanden, vielmehr ist jene Flüssigkeit, die die Aufgabe der Lymphe und der serösen Flüssigkeiten vertritt und in Anpassung an die besonderen im Auge herrschenden Verhältnisse — Fehlen von Blutgefäßen in der Hornhaut und der Linse, Überbrückung von Räumen zwischen lichtbrechenden Medien usw. — Eigenarten sowohl in der Art ihres Vorkommens, ihrer Ansammlung als auch in der Zusammensetzung aufweist, in Spalt- und Hohlräumen untergebracht. Die in Cornea und Sclera vorhandenen Saftkanälchen haben wir schon erwähnt, ebenso gedachten wir der vorderen Augenkammer. Ihr Inhalt, das Kammerwasser, enthält etwa 1% feste Substanzen (Eiweiß, Milchsäure ,Traubenzucker, Harnstoff, anorganische Salze)[1]).

[1]) Vgl. über die Zusammensetzung und physikalischen Eigenschaften des Kammerwassers: *E. Hertel:* Arch. f. vergl. Ophthal. **105**. 421 (1921). — *J. de Haan* u. *van Creveld:* Biochem. Z. **123**. 190 (1921); **124**. 172 (1921). — *A. Rados:* A. f. Ophthalm. **109**. 342 (1922). — *W. Mestrezat* u. *A. Magitot:* C. r. de la soc. de biol. **84**. 185 (1921); Ann. d' ocul. **158**. 1 (1921); Bull. de la soc. de chim.-biol. **4**. (5). 279 (1922). — *K. W. Ascher:* Arch. f. Ophthal. **107**. 247 (1922). — *F. Lebermann:* Arch. f. Augenhkd. **96**. 355 (1925).



Verlauf der Blutgefäße in der Netzhaut.

Seine Menge beträgt etwa 0·25—0·4 cm^3. Das Kammerwasser reagiert schwach alkalisch: ph = 7·7 — 7·8 [1]). Zwischen Blut und Kammerwasser ist eine Potentialdifferenz vorhanden, deren Richtung und Größe durch das vorhandene Donnanpotential[2]) bestimmt sind. Bedingt wird das letztere durch den Umstand, daß das kolloidfreie bzw. kolloidarme, nicht kolloide Elektrolyte enthaltende Kammerwasser getrennt durch eine „Membran" (die Blutkapillarwände) einer Flüssigkeit — dem Blute — gegenübersteht, in der neben nicht kolloiden kolloide Elektrolyte enthalten sind, und ferner jene Membran für im kolloiden Zustand befindliche Stoffe undurchlässig ist, jedoch Salze hindurchtreten läßt[3]). Bei Zunahme des Eiweißgehaltes im Kammerwasser sinkt der Potentialunterschied.

Die vordere Augenkammer steht mit der hinteren durch jenen kapillaren Spalt in Verbindung, der zwischen Iris und Linse vorhanden ist (vgl. hierzu Abb. 8, S. 40). Die Camera oculi posterior wird nach vorne von der Hinterfläche der Iris begrenzt, nach außen stößt sie gegen den Ziliarkörper und nach hinten steht sie in Beziehung zu dem zwischen den Fibrae zonulares vorhandenen Spalten (in ihrer Gesamtheit auch *Petit*scher Raum genannt).

Weitere „Lymphräume" sind: der Subarachnoideal- und Subduralraum der Sehnervenscheide (vgl. hierzu S. 49) und der Perichorioidealraum (vgl. S. 39). Der letztere steht mittels der perivaskulären Scheiden der Venae vorticosae mit dem Glaskörperraum in Beziehung. Auch die Netzhaut enthält Lymphspalten.

Für die Aufrechterhaltung eines bestimmten Innendruckes im Auge kommt im wesentlichen als Ausgleich bei Druckschwankungen nur das Kammerwasser in Betracht. Es sind zur Zeit zwei Ansichten über sein Verhalten im Auge vorhanden. Nach der einen findet ein fortwährender Abfluß von solchem gepaart mit einem entsprechenden Zufluß statt. Wir hätten in diesem Falle einen beständigen Flüssigkeitsstrom in den in Frage kommenden Teilen des Auges vor uns[4]). Nach einer anderen Anschauung fehlt ein solcher, vielmehr treten Kammerwasserbildung und -abfluß nur in Funktion, wenn Druckänderungen auszugleichen sind[5]). Im letzteren Falle wäre die Aufgabe des Kammerwassers mit derjenigen, als Puffer bei Druckschwankungen zu dienen, erfüllt. Besteht jedoch ein beständiges Fließen von solchem aus Geweben des Auges in die Augenkammern und insbesondere in die vordere und von da nach Stellen, an denen eine Aufnahme von Kammerwasser erfolgt, dann darf vermutet werden, daß ihm nicht nur mechanische Funktionen zukommen, vielmehr müßte an die Möglichkeit seiner Anteilnahme am Stofftransport nach und von angrenzenden Geweben gedacht werden. Hierzu ist zu bemerken, daß diese, sofern sie nicht eine Blutversorgung haben, gewiß einen nur geringen Stoffwechsel aufweisen, weil sie in der Hauptsache nur statische Funktionen erfüllen.

---

[1]) Vgl. *A. Meesmann:* Archiv f. Augenheilkde. **94**. 115 (1924). — *Noè Scalinei:* Arch. di scienze biol. **6**. 341 (1924). — [2]) Vgl. Physiologische Chemie II, Vorlesung 8, S. 148. — [3]) Vgl. hierzu *G. Lehmann* u. *A. Meesmann: Pflüger*s Arch. **205**. 210 (1924). — [4]) Vgl. hierzu *Th. Leber:* Die Zirkulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges. *Graefe-Sämisch:* Handbuch der ges. Augenheilkunde. 2. Aufl. 2. Leipzig 1903; *Graefe*s Arch. f. Ophth. **14**. 3 (1868); **19**. 2 (1873). — [5]) *O. Weiss: Pflüger*s Archiv. **115**. 602 (1906); **199**. 462 (1923).

Es ist von großem Interesse, zu verfolgen, wie es kommen kann, daß die an und für sich einfache Fragestellung, ob das Kammerwasser fortlaufend erneuert wird oder aber nur in besonderen Fällen, bis heute nicht eindeutig beantwortet ist. Es liegt dies in erster Linie daran, daß das ganze Problem an Hand von Versuchen zu lösen versucht worden ist, bei denen die Bedingungen recht verschiedene waren. Zunächst erkennt man, daß dann, wenn das Kammerwasser aus der Camera anterior abgelassen wird, dieses innerhalb kurzer Zeit wieder ersetzt wird[1]). Damit ist bewiesen, daß es im Auge Stellen geben muß, die es abgeben, jedoch nicht, daß auch dann, wenn solches in genügender Menge zugegen ist, ein Zufluß statt hat. Daß ein Abfluß von Flüssigkeit im Auge möglich ist, konnte durch Injektion von solcher in die vordere Kammer erwiesen werden. Man erkennt, daß der durch die Flüssigkeitseinpressung gesteigerte Druck wieder absinkt. Als feststehenden Befund können wir zunächst ganz allgemein zum Ausdruck bringen, daß im Auge Kammerwasser neu gebildet, und ferner solches abgeleitet werden kann. Hier schließt sich unmittelbar die Fragestellung nach dem Ort der Kammerwasserabgabe und demjenigen seiner Entfernung an. Die letztere Frage ist dahin beantwortet worden, daß im wesentlichen der Sinus venosus Schlemmii in Betracht komme[2]). Seine vordere Wand wird vom Ligamentum pectinatum (vgl. S. 43) gebildet. Eindeutig erwiesen ist die Funktion des *Schlemm*schen Kanales als Abflußgebiet für Kammerwasser jedoch nicht. Der Umstand, daß der Druck in dem in Frage kommenden Gefäßgebiet höher als derjenige ist, unter dem die Flüssigkeit in der vorderen Kammer steht[3]), wird als Beweis dafür angeführt, daß das erwähnte Gebiet für die Aufnahme von Kammerwasser nicht in Frage kommen könne. Sicher außer Frage steht auf Grund des erwähnten Befundes ein einfacher Filtrationsvorgang, dagegen sind nicht andere Möglichkeiten der Wasserverschiebung unter Vermittlung kolloider Teilchen ausgeschlossen.

Außerordentlich stark umstritten ist auch die Frage nach dem Orte der Kammerwasserbildung. Nach der einen Ansicht kommt dafür nur der Ziliarkörper in Frage. In diesem Falle würde die „Sekretion" von Kammerwasser in die hintere Augenkammer erfolgen, von wo aus es dann zwischen Iris und Linse in die vordere gelangen würde. Nach der Meinung anderer Forscher ist die Iris seine Bildungsstätte. Schließlich sind auch Kompromisse geschlossen worden. Der Grund, weshalb trotz außerordentlich sinnreich erdachter Versuche[4]) weder feststeht, ob das Kammerwasser einen bestimmten

---

[1]) In interessanter Weise ist der Ersatz von abgelassenem Kammerwasser dazu benützt worden, um die Geschwindigkeit der Resorption und ferner auch die Abgabe von resorbierten Farbstoffen aus Blutgefäßen zu verfolgen, insbesondere wurde das Erscheinen von solchen im Kammerwasser vergleichend in einem normalen Auge und einem solchem, bei dem der N. sympathicus ausgeschaltet war, geprüft. Vgl. *E. Asher* u. *Y. Hara:* Biochem. Z. **126**. 281 (1921/22). — *J. Kajikama:* Ebenda. **133**. 391 (1922). — *J. Yamamoto:* Ebenda. **145**. 201 (1924). — *L. Karczag* u. *N. Zilaky:* Ebenda. **162**. 18 (1925). — [2]) Vgl. *Leber:* l. c. S. 57. — [3]) Vgl. hierzu *O. Weiss:* l. c. S. 57; Z. f. Augenhlkde. **43**. 141 (1921). — *Hans Lullies: Pflüger*s Arch. **199**. 471 (1923). — Vgl. auch *Seidel:* Arch. f. Ophth. **104**. 361 (1921); Deutsche med. Wochschr. **51**. 851 (1925). — *Max Bauermann:* Arch. für Ophthalm. **116**. 96 (1925). — [4]) So sind Farbstoffe verwendet worden, um einerseits den Ort der „Sekretion" des Kammerwassers und andererseits den seines „Abflusses" festzustellen. Sie vermochten aus verschiedenen Gründen keine Entscheidung des in Frage stehenden Problems zu erbringen. Lange umstritten war sogar die Frage nach einem Vorhandensein eines Zusammenhanges zwischen hinterer und vorderer Augen-

Sekretionsort besitzt, noch eine besondere Abflußstelle für dieses vorhanden ist, liegt wohl darin, daß die Druckverhältnisse im Augeninnern insbesondere zwischen Kammerwasser und Blut zumeist nicht genügend berücksichtigt worden sind. *Weiss*[1]) kommt unter Berücksichtigung der erwähnten Druckbeziehungen zu dem Schlusse, daß ein Abfluß von Kammerwasser auf Grund hydrostatischer Druckkräfte im normalen Auge undenkbar sei. Der Flüssigkeitsaustausch im Auge dürfte sich kaum anders abspielen, als in allen übrigen Geweben des Organismus, d. h. maßgebend ist in erster Linie der Unterschied zwischen Blutdruck und Gewebedruck. Das Verhältnis der beiden Drucke zueinander ist für die Richtung des Flüssigkeitstransportes maßgebend. Selbstverständlich kommen bei der Flüssigkeitsabgabe und auch bei ihrer Aufnahme alle jene Momente in Frage, die wir seinerzeit bei der Besprechung der Funktion der Blutgefäßkapillaren[2]) und auch bei der Frage nach der Lymphbildung[3]) kennen gelernt haben[4]). Man könnte daran denken, daß die mehr oder weniger starke Wölbung der Linse zu einer verschiedenen Beanspruchung von Raum in der vorderen Kammer und damit zu einer Flüssigkeitsbewegung in ihr führen könnte. Es ließen sich jedoch dabei keine Druckschwankungen feststellen. Es weicht die Iris entsprechend dem Vorrücken der Linse zurück und verschafft dadurch dem Kammerwasser Raum.

Wir sind bei der Frage nach der Aufrechterhaltung eines bestimmten Abstandes zwischen brechendem System und Netzhaut auf das Problem des intraokularen Druckes gestoßen und haben festgestellt, daß er unter normalen Verhältnissen nur innerhalb enger Grenzen im Zusammenhang mit der Füllung der Blutgefäße schwankt und haben gesehen, daß Ausgleichsmöglichkeiten für ihn vorhanden sind. Wir müssen nun noch, bevor wir auf die Frage nach dem Strahlengang im Auge eingehen, eine weitere Vorfrage erledigen, nämlich die nach der Ursache und der Aufrechterhaltung der Durchsichtigkeit der in Frage kommenden Gewebe des Auges. Diese Eigenschaft ist aus naheliegenden Gründen von grundlegender Bedeutung für die lückenlose und scharfe Abbildung von Objekten auf der Netz-

---

kammer. Ferner ist die Beschaffenheit des peripheren Winkels der vorderen Augenkammer nicht einheitlich beschrieben [vgl. über das Aussehen des Kammerwinkels im lebenden Auge *L. Koeppe:* Archiv für Ophthalmologie. **101**. 238 (1920)] und sogar die Beziehung des *Schlemm*schen Kanals zu Gefäßgebieten erst in neuester Zeit [vgl. *Lullies: Pflüger*s Arch. **199**. 471 (1923)] klar gestellt worden. Es ist unmöglich die reiche Literatur, die vielfach unüberbrückbare Gegensätze aufweist, hier anzuführen. Es sei unter besonderem Hinweis auf die Forschungen von *Leber, P. Ehrlich, Hamburger, Wessely, Seidel* auf die Zusammenfassungen von *K. Wessely:* Ergebnisse der Physiologie *(Asher-Spiro)*. **4**. 565 (1905) und *Arnold Löwenstein:* Zbl. f. d. ges. Ophthalmologie. **7**. 257, 353 (1922) verwiesen. Hier findet sich die vorhandene Literatur zusammengestellt. Vgl. auch *K. Wessely:* Arch. f. Augenheilkunde. **88**. 217 (1921). — *Magitot* u. *Mestrazat:* Annales d'oculist. **158**. 1 (1921). — *G. Lehmann* u. *A. Meesmann: Pflüger*s Arch. **205**. 210 (1924). — Es sei ferner auf die Beobachtung hingewiesen, daß Magnesium den Augendruck senkt [*Römer:* Ber. d. deutschen ophthal. Ges. zu Heidelberg. 55 (1920)]. Vgl. die Deutung dieser Beobachtung bei *T. Kaneko:* Biochem. Z. **154**. 67 (1924). — Vgl. ferner über die Druckverhältnisse bei Ergänzung abgelassenen Kammerwassers: *E. Seidel:* A. f. Ophth. **104**. 162, 284, 357 (1921); **107**. 101 (1922). — *S. Hagen, K. Wessely* zitiert bei *R. H. Kahn* u. *A. Löwenstein:* A. f. Ophth. **109**. 433 (1922). — Vgl. auch *C. Hamburger:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde. **64**. 737 (1920); **65**. 29 (1920); **69**. 249, 393 (1922); **70**. 649 (1923). — *E. Seidel:* Ebenda. **71**. 368 (1923). — [1]) *O. Weiss:* l. c. S. 57. — [2]) Vgl. hierzu Physiologie II, Vorlesung 11. — [3]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 15. — [4]) Vgl. zu dem ganzen Probleme auch *W. Dieter:* Arch. f. Augenheilkunde. **96**. 197 (1925).

haut. Die Frage nach der Ursache der Durchsichtigkeit haben wir insofern wenigstens zum Teil bereits beantwortet, als wir das Fehlen von Blutgefäßen in den in Frage kommenden Geweben (Hornhaut, Linse) mitteilten. Ebenso fehlt Pigment. Die Struktur der einzelnen Elemente ist so beschaffen, daß Strahlen hindurch gelassen werden. Die Aufrechterhaltung dieses Zustandes erfordert diejenige der ihm zugrunde liegenden Bedingungen. In der Linse beobachtet man beim Menschen schon im fünften Jahrzehnt des Lebens beginnende Trübungen. Sie führen unter Ergreifung der ganzen Linse schließlich zum sogenannten Altersstar. Seine Entstehung ist viel erforscht worden, ohne daß es bisher gelungen wäre, sie befriedigend aufzuklären[1]). Von großem Interesse ist, daß Linsengewebe relativ reich an Zystein[2]) ist[3]). Dieses findet sich als Baustein von Linseneiweiß. Die genannte Aminosäure spielt ganz allgemein bei Oxydo-Reduktionsvorgängen eine bedeutsame Rolle[4]). Es ist schon möglich, daß ihr in der Linse bei deren, allerdings geringfügigem Stoffwechsel[5]) eine wichtige Funktion zukommt. Das Zystein verschwindet mit zunehmender Linsentrübung mehr und mehr. Es läßt sich zurzeit nicht aussagen, ob die Abnahme der Menge der genannten Aminosäure die der Trübung der Linsenfasern zugrunde liegende Zustandsänderung bedingt oder umgekehrt, diese die Umwandlung des Zysteins im Gefolge hat. Auch die Hornhaut zeigt von der Peripherie aus mit zunehmendem Alter eine Trübung (Arcus senilis). Unter gewissen Umständen treten auch im Glaskörper Trübungen auf. Sie können subjektiv an bestimmten Erscheinungen erkannt werden. Wir kommen auf diesen Punkt noch zurück.

Während die im Augeninnern befindlichen Gebilde unter Bedingungen stehen, die unter normalen Verhältnissen wenig wechseln, ist das bei der so wichtigen Hornhaut nicht der Fall. Sie ist dauernd der Gefahr von Schädigungen ausgesetzt. Wir haben aus Anlaß der Besprechung des Vorhandenseins von trophischen Nerven auf die Schutzmaßnahmen hingewiesen, die ohne unser Zutun das Auge und insbesondere die Hornhaut vor Verletzungen usw. schützen[6]). Wir wollen diese Einrichtungen, die für das normale Funktionieren des dioptrischen Apparates des Auges so wichtig sind, kurz betrachten. Einmal ist das Auge durch das Vorhandensein der beiden Lider geschützt. Sie werden dann geschlossen gehalten, wenn das Sehorgan, wie im Schlafe, infolge Ausschaltung der Funktionen des Empfindungszentrums keine Aufgaben im Bereiche des Sehvorganges zu erfüllen hat. Der Bulbus bewegt sich im Schlafe (auch bei Ohnmacht, ferner während Allgemeinnarkose) zuerst nach oben und außen[7]).

---

[1]) Linsentrübungen lassen sich experimentell in mannigfacher Weise hervorrufen. Besonders interessant ist ihr Auftreten unter dem Einfluß von ultrarotem Licht [*A. Vogt:* Verhdl. d. schweiz. naturf. Gesellsch. Sept. 1919. **2**. 133 (1920)]. Es handelt sich dabei um den Einfluß der Wärmestrahlen auf das Linseneiweiß. Die Zysteinreaktion bleibt nach eigenen Beobachtungen unbeeinflußt. Vgl. ferner *H. W. Kranz:* Klin. Monatsbl. für Augenheilkunde. **74**. 56 (1925). — Linsentrübungen treten auch bei Stoffwechselstörungen auf, z. B. bei Diabetes melitus. Endlich kommen solche auch angeboren vor. — [2]) Vgl. Physiologische Chemie I, Vorlesung 17. — [3]) Vgl. *V. Reis:* Arch. f. Ophthalm. **80**. 588 (1912). — *M. Goldschmidt:* Ebenda. **93**. 447 (1917). — *A. Jess:* Z. f. physiol. Chemie. **110**. 266 (1920). — *Emil Abderhalden* u. *E. Wertheimer: Pflügers* Arch. **197**. 131 (1922). — [4]) Vgl. Physiologische Chemie II, Vorlesung 14 und 20. — [5]) Über die Fermente der Linse vgl. *L. Cascio:* Ann. di ottalmol. e clin. oculist. **50**. 219 (1922). — *G. Ahlgren:* Skand. Arch. f. Physiol. **44**. 196 (1923). — [6]) Physiologie II, Vorlesung 21. — [7]) *Ch. Bell:* Philosoph. transact. of the royal soc. 166, 289 (1832).

Es hat vieler Bemühungen bedurft, um festzustellen, ob die erwähnte Lage des Bulbus dadurch zustande kommt, daß die äußeren Augenmuskeln erschlaffen oder aber eine besondere Innervation derselben statthat[1]). Legt man durch Zurückschieben der Augenlider bei einem Schlafenden den Bulbus frei, dann erkennt man mehr oder weniger langsame Bewegungen[2]). Wir werden in der Vorlesung 11 erfahren, daß Beziehungen zwischen dem N. facialis und dem N. oculomotorius vorhanden sind, die vielleicht die erwähnte Lage der Bulbi erklären.

Aber auch dann, wenn wir den Lichtsinn betätigen, erfolgt ohne unser Zutun von Zeit zu Zeit ein Lidschluß (Lidschlag)[3]). Das auslösende Moment für diesen Vorgang bilden Reize[4]): Abkühlung, Eintrocknen der freien Bulbusfläche, Belichtung des Auges[5]). Die zentripetale Leitungsbahn ist bei letzterem Reize der N. opticus und bei den ersteren Einwirkungen der N. trigeminus. Der motorische Ast des Reflexbogen wird durch den N. facialis dargestellt. Der Lidschluß erfolgt mittels des M. orbicularis palpebrarum. Das obere Lid sinkt seiner Schwere nach herab. Beim Öffnen der Lidspalte bewegt sich umgekehrt das untere Augenlid passiv nach unten, während das obere Lid mittels des M. levator palpebrae (innerviert vom N. oculomotorius) gehoben wird. Es sei an dieser Stelle daran erinnert, daß in den Lidern auch glatte Muskulatur vorhanden ist[6]). Wir haben ihre Funktion bereits kennen gelernt und erfahren, daß durch sie die Lidspalte über das gewöhnliche Maß erweitert werden kann. Beim Abwärtsblicken wird das untere Lid mittels der von der Faszie des M. rectus inferior aus an den Tarsus inferior sich ansetzenden Bindegewebszüge nach unten gezogen.

Der Lidschlußreflex tritt auch dann ein, wenn sich Gegenstände dem Auge nähern oder, wenn z. B. Staubpartikelchen einen Reiz bewirken. Einfall von grellem Licht ins Auge bewirkt unter Umständen, ebenso wie intensiver Reiz von Stellen, die mit Trigeminusbahnen in Verbindung stehen, Lidschlußkrampf. Der Lidschlag erfolgt bei uns auch dann beidseitig, wenn der Reiz nur das eine Auge trifft. Bekanntlich können wir die Lidspalten auch willkürlich verschließen und öffnen.

Der Lidreflex hat nicht nur darin seine Bedeutung, daß durch Abfangen von Stößen, von Licht usw. das Auge — einerseits die äußeren Teile und insbesondere die Hornhaut und andererseits die Retina (bei Lichteinfall) — geschützt wird. Der Schutz erstreckt sich vielmehr noch nach anderer Richtung. Es werden Staubteilchen vom Bulbus abgefegt, und zugleich wird Flüssigkeit — Sekret, den Drüschen der Bindehaut des Auges und der Tränendrüse entstammend — teils über Konjunktiva und Cornea ausgebreitet, teils zur Entfernung gebracht.

Die große Bedeutung der Augenlider als Schutzorgane des im übrigen durch seine Einbettung in die knöcherne Orbita gut verwahrten Bulbus

---

[1]) Vgl. hierzu z. B. *M. Bernhardt:* Berliner klin. Wschr. 166, 1057 (1898). — *G. Köster:* Münchener med. Wschr. 1203 (1898). — *C. S. Sherington:* J. of physiol. **17**. 27 (1894). — *H. E. Hering:* Prager med. Wschr. **25**. 205, 220 (1900). — *W. Nagel:* Arch. f. Augenheilkde. **43**. 199 (1901). — [2]) *Raehlmann* u. *Witkowsky:* A. f. (Anat. u.) Physiol. 454 (1877). — [3]) Auch dabei finden Bulbusbewegungen statt. Vgl. hierzu *W. R. Miles:* Americ. j. of physiol. **72**. 239 (1925). — [4]) *Lans:* Onderzoek. physiol. Laborat., Utrecht. Vijf de Reeks. **3**. (2). 306 (1895). — [5]) *C. Eckhard:* Zbl. f. Physiol. **9**. 353 (1895). — [6]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 21.

erkennt man am eindringlichsten, wenn man Fälle zu Gesicht bekommt, bei denen Lider fehlen[1]). Es kommt zur Austrocknung der Konjunktiva und der oberflächlichen Schichten der Hornhaut. Sie trübt sich. Die von den Drüsen der Konjunktiva und von den Tränendrüsen — tubulösen Drüsen — abgegebene Flüssigkeit erfüllt neben der wichtigen Aufgabe, die Hornhaut und auch die Bindehaut feucht zu erhalten, gleichzeitig die Funktion einer Spülflüssigkeit, indem mit ihr zusammen Staub, Bakterien usw. mitgeführt werden. Die Tränenflüssigkeit stellt eine sehr verdünnte wässerige Lösung von anorganischen und organischen Stoffen dar. Nachgewiesen sind Kochsalz, Phosphate, Eiweiß, Fett. Die Tränenflüssigkeit reagiert schwach alkalisch. Ihr Gehalt an Eiweiß wechselt. Er ist von Beimengungen von Sekret von Drüschen der Konjunktiva abhängig[2]).

Eingehend studiert worden ist der Vorgang der Tränenabgabe von seiten der Zellen der Tränendrüsen. Die Sekretion ist unter gewöhnlichen Umständen gering, sie kann jedoch bei stärkeren Reizen reflektorisch verstärkt werden und vor allem beim Weinen größeren Umfang annehmen. Der N. facialis führt die sekretorischen Fasern für die Zellen der Tränendrüse. Sie verlaufen im N. zygomaticus zum N. lacrimalis. Wahrscheinlich liefert auch der N. sympathicus sekretorische Bahnen für die genannte Drüse. Unter gewöhnlichen Verhältnissen wird die Sekretion reflektorisch durch Reize geregelt, die durch Verdunstung usw. ausgelöst, erregend auf Trigeminusbahnen wirken. Auch Lichtreize sind wirksam. Bekannt ist auch die Entfachung einer gesteigerten Tränensekretion durch Reize, die die Nasenschleimhaut treffen. Auch hierbei bildet der N. trigeminus den sensiblen Ast des Reflexbogens. In der Medulla oblongata[3]) und wahrscheinlich auch im Sehhügel[4]) sind Zentren für die Tränenabgabe vorhanden, in denen die Umschaltung der zentripetal zugeleiteten Erregungen auf sekretorische Bahnen stattfindet.

Die Tränenflüssigkeit wird in den Konjunktivalsack abgesondert. Sie fließt vom Orte der Abgabe zwischen der Innenfläche der Augenlider und der Oberfläche des Bulbus nach dem Tränensee. In diesen münden die Öffnungen der Tränenkanälchen (genannt Tränenpunkte). Durch diese gelangt die Tränenflüssigkeit in den Tränensack und von diesem aus durch den Tränennasengang in die Nasenhöhle[5]). Das Sekret der *Meibom*schen Drüsen, das die Ränder der Augenlider einfettet, verhindert, daß bei gewöhnlicher Sekretion ein Überfließen von Tränenflüssigkeit über diese stattfindet. Noch nicht ganz aufgeklärt ist die Überführung der im Tränensack angesammelten Tränenflüssigkeit in die Nasenhöhle und vor allem seine Füllung. Es wirkt dabei ein Muskel, Pars palpebralis des M. orbicularis, mit. Er soll beim Lidschluß die hintere Wand des Tränensackes zurückziehen. Die dabei stattfindende Erweiterung des Tränensackes bewirkt dann ein Ansaugen der im Tränensee angesammelten Flüssigkeit. Bei der Öffnung der Lidspalte soll es durch Kontraktion des sog. *Horner-*

---

[1]) Vgl. hierzu z. B. den von *H. Kuhnt* [Z. f. Augenheilkunde. **3**. 322 (1900)] beschriebenen Fall. — [2]) Vgl. *A. v. Rötth:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde. **68**. 598 (1922). — [3]) *H. Seck: Eckhards* Beitr. zur Anat. u. Physiol. **11**. 1 (1885). — [4]) *W. Bechterew* u. *N. Mislawsky:* Neurol. Zbl. **10**. 481 (1891). — [5]) Vgl. zu dem ganzen Vorgang u. a. *T. Frieberg:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde. **70**. 684 (1923).

schen Muskels zu einer Druckwirkung auf den Tränensack und damit zu einer Weiterleitung seines Inhaltes in den Tränennasenkanal kommen[1]). Es unterliegt keinem Zweifel, daß der geschilderte Mechanismus der Überleitung der Tränen aus dem Tränensee nach der Nasenhöhle noch manche Frage offen läßt.

Schließlich sei noch der Brauen und Wimpern gedacht, die bewirken, daß Staub und vor allem auch Schweiß von den Augen fern gehalten werden. Den Wimpern kommt ferner eine Bedeutung als Tastapparate zu.

---

[1]) Vgl. hierzu u. a. *W. Henke:* A. f. Ophth. **4**. (2). 70 (1858). — *T. Frieberg:* Z. f. Augenheilkunde. **37**. 42 (1917); **39**. 266 (1919). — Vgl. auch *Gad:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 69 (1883). — *Scimeni:* Ebenda. Suppl. 291 (1892). — *P. H. G. Gilse:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde. **69**. 4 (1922).

Vorlesung 4.

Lichtsinn und Lichtempfindung.

(Fortsetzung.)

Das Auge als dioptrischer Apparat.

Wir haben bereits im Zusammenhang mit der Schilderung der am Aufbau des Auges beteiligten Gewebe kurz dargelegt, welchen Weg Strahlen zurückzulegen haben, die auf die Hornhaut einfallen und die Netzhaut erreichen. Wir haben der Einrichtungen gedacht, die dafür wirken, daß die in Frage kommenden Gewebe ihre Durchsichtigkeit beibehalten und der Abstand zwischen brechendem System und Netzhaut gewahrt wird. Unsere Aufgabe ist es nunmehr, den von uns bereits mit der Wirkung einer Camera obscura verglichenen optischen Apparat, den das Auge darstellt, genauer zu betrachten. Es gilt, die Frage zu beantworten, was für Bedingungen erfüllt sein müssen, damit von einem Objekt auf der Netzhaut ein umgekehrtes, reelles Bild entworfen wird. Die Beantwortung dieser Frage ist einerseits auf Grund unserer Kenntnisse der Gesetze des Strahlenganges durch Medien mit bestimmten Eigenschaften leicht, auf der anderen Seite jedoch schwer, wenn wir an Stelle einer ganz allgemeinen Beantwortung der gestellten Frage den Versuch unternehmen, den Gang der Lichtstrahlen für die verschiedensten Richtungen, in denen diese die Hornhaut treffen und die sie brechenden Medien des Auges durchdringen können, festzustellen und ferner berücksichtigen, daß das Auge einen aus verschiedenen lichtbrechenden Medien zusammengesetzten optischen Apparat darstellt. Hat das Vermögen, mittels eines besonderen Sinnesorganes Lichtempfindungen auszulösen, das Forschungsgebiet Optik geschaffen und zunächst umgrenzt — bis die Entdeckung der unmittelbaren Zusammengehörigkeit mit anderen Anteilen der strahlenden Energie und vor allem der elektrischen unseren Blick erweitert hat —, so hat gleichzeitig das Auge in seiner Eigenschaft als dioptrischer Apparat die Forschung vor Probleme gestellt, die weit über das hinausgehen, was im physikalischen Laboratorium an Hand von Sonderfällen der Feststellung des Strahlenganges durch Medien mit bekannter Brechkraft, bekannter Krümmung, kurz bekannten optischen Eigenschaften zur Beobachtung gekommen ist. So ist durch die gründliche Erforschung des Strahlenganges im Auge der Optik ein ganz neues Gebiet erschlossen worden. Von allergrößter Bedeutung ist die Erweiterung unserer Kenntnisse der physikalischen und physiologischen Leistungen des Auges auch für die Konstruktion von optischen Instrumenten geworden. Engste Zusammenarbeit von „physi-

kalischer" und „physiologischer" Optik haben Apparate von höchster Vollendung geschaffen. Es sei an die Mikroskope, binokularen Lupen, Ferngläser usw. erinnert und ganz besonders auf jenes Instrument hingewiesen, mit dem wir in ihrer Dioptrik nicht allen Aufgaben gewachsenen Augen Hilfe bringen können, nämlich die Brille in ihren verschiedensten Formen.

Es ist im Laufe der Zeit, seitdem der große Mathematiker *Gauss*[1]) das Verhalten des Strahlenganges durch zusammengesetzte optische Systeme studiert und gelehrt hat, die Zahl der brechenden Flächen auf zwei Hauptebenen zu reduzieren und deren Lage und das Verhalten der auf sie auftreffenden Strahlen zu konstruieren (vergleiche weiter unten), bis zu der fast überwältigend großen Ausbeute an wichtigen, grundlegenden Befunden der Forscherarbeit eines *H. v. Helmholtz*[2]) und *Gullstrand*[3]) ein eigenes großes in sich abgeschlossenes Wissensgebiet entstanden, das unter der Bezeichnung „physiologische Optik" zusammengefaßt wird[4]). Diese Benennung soll nicht zum Ausdruck bringen, daß in den lebenden Geweben des Auges besondere Gesetze den Strahlengang beherrschen — das ist durchaus nicht der Fall, auch der tote Bulbus liefert, sofern seine Medien noch durchsichtig sind Bilder von Gegenständen auf der Netzhaut, die nach genau den gleichen Gesetzen entworfen werden, wie im lebenden Auge —, vielmehr besagt sie nichts weiter, als daß ihr der besondere Fall des Studiums der gesetzmäßigen Wechselbeziehung zwischen Gegenstand und Bild in einem physiologischen Objekt — eben dem Auge — zugrunde liegt.

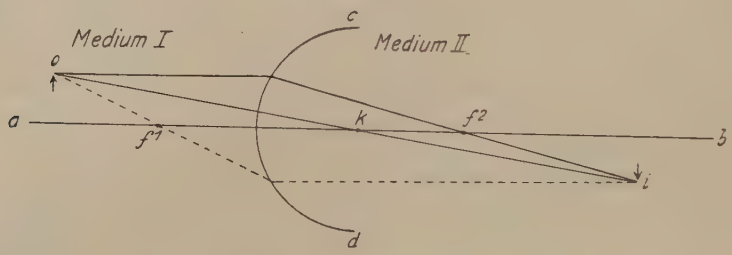
Es ist ganz unmöglich, im Rahmen dieser Vorlesungen ein Bild des Standes der physiologischen Optik zu entrollen. Es lassen sich nicht Einzelheiten aus dem Ganzen herauslösen, ohne daß das Verständnis für die verschiedenen Feststellungen leidet. Es muß die Kenntnis der grundlegenden Gesetze des Strahlenganges vorausgesetzt und ferner auf die Originalarbeiten von *Gauss* und vor allem von *Gullstrand* verwiesen werden. Wir wollen uns hier mit einigen einfachen Konstruktionen begnügen, die Fragen beantworten, die uns fortwährend bei der Feststellung der Beziehung von Gegenstand zu Bild und umgekehrt entgegentreten.

Wir wollen als Ausgangspunkt ein ganz einfaches Problem wählen (vgl. hierzu Abb. 18, S. 66). Es seien zwei Medien (I und II) durch eine Kugelfläche von einander getrennt. Es sollen die Lichtstrahlen — entsprechend den Verhältnissen im Auge, in dem entgegen der Einrichtung in der gewöhnlichen Camera obscura, in der jene durch Luft auf das

[1]) *C. F. Gauss:* Abhandl. der Ges. d. Wiss., Göttingen 1838—41; *Gauss'* Werke. 2. Abdr. Göttingen. 5. 243—276 (1877). — [2]) *H. v. Helmholtz:* Handbuch der physiologischen Optik. 3. Auflage (3 Bände) (bearbeitet von *A. Gullstrand, J. v. Kries* und *W. Nagel*). Leopold Voß, Hamburg und Leipzig 1909/11. — [3]) *A. Gullstrand:* Nova. acta reg soc. sc. Upsala 1900; Arch. f. Ophth. 1. 2, 81 (1907); Handbuch d. physiol. Methodik *(R. Tigerstedt).* 3. Abt. 3a. S. Hirzel, Leipzig 1911; Handbuch der physiol. Optik von *H. v. Helmholtz:* 1. 226. Leopold Voß, Hamburg und Leipzig 1909. — [4]) Der erste, der eine klare Vorstellung vom Strahlengang im Auge besaß, war *Jo. Kepler* (Ad Vitellionem paralipomena, quibus astronomiae pars optica traditur. Francforti 1604, Kap. 5; Dioptrice, seu demonstratio eorum, quae visui et visibilibus, propter conspicilla non ita pridem inventa, accidunt. Augustae Vindelicorum 1611. — Vgl. ferner *Chr. Scheiner:* Oculus hoc est: fundamentum opticum in quo ex accurata oculi anatome etc. (14). 254 S. Inspruck 1619. — Vgl. auch *M. v. Rohr:* Arch. f. Augenheilk. 86. 247 (1920).

brechende System einfallen und nach Durchgang durch dieses wieder auf Luft als Medium treffen, verschiedene Medien (Luft, Glaskörper) vorhanden sind — vor und hinter dem lichtbrechendem System zwei verschiedene Medien durchlaufen, wodurch bewirkt wird, daß vordere und hintere Brennweite sich nicht gleich sind. In Abb. 18 bedeutet f_1 den vorderen und f_2 den hinteren Brennpunkt. $a\,b$ stellt die optische Achse — Hauptachse —, $c\,d$ die Kugelfläche und k den Krümmungsmittelpunkt dar. Wir erinnern uns des Umstandes, daß ein vom Medium I her parallel der optischen Achse einfallendes Strahlenbündel unter Brechung im Brennpunkt f_2 vereinigt wird. Weiterhin liegt für Strahlen, die in der Richtung auf den Krümmungsmittelpunkt zu laufen, der Gang insofern fest, als sie — genannt Haupt- oder Richtungsstrahlen — ungebrochen durch diesen hindurchgehen. Weiterhin ist bekannt, daß Strahlen, die im Medium I in beliebiger Richtung, jedoch unter sich parallel verlaufen, so gebrochen werden, daß sie sich in einem Punkt der in f_2 senkrecht zur optischen Achse errichteten Ebene treffen. Es stellt der Fall, daß jene Strahlen im Medium I parallel zur optischen Achse verlaufen, nur einen Sonderfall des eben besprochenen Gesetzes dar.

Abb. 18.

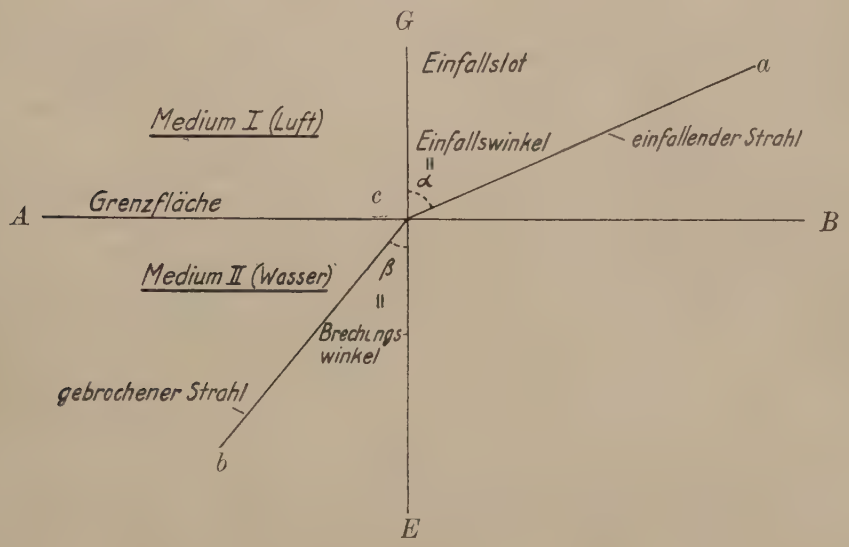


Es sei ferner daran erinnert, daß strahlende Energie, die von einem Medium in ein anderes übergeht (z. B. von Luft in Wasser) in ganz gesetzmäßiger Weise in ihrer Richtung beeinflußt wird. Im allgemeinen kommt es zur Reflexion eines Teiles der Strahlen, ein Teil wird absorbiert und ein Teil setzt den Weg im zweiten Medium fort. In Abb. 19 ist ein Beispiel für die Brechung von Lichtstrahlen angeführt, um in aller Kürze die grundlegenden Gesetze der Strahlenbrechung in Erinnerung zu rufen. $A\,B$ stellt die die beiden Medien I und II trennende Grenzfläche dar. a ist ein auf sie einfallender Lichtstrahl und b der gebrochene Strahl. $G\,E$ stellt das Einfallslot, d. h. die in c zu $A\,B$ errichtete Senkrechte dar. Einfallender und gebrochener Strahl sowie Einfallslot liegen in einer Ebene. α bedeutet den Einfalls- und β den Brechungswinkel. Der Versuch hat erwiesen, daß das Verhältnis sin. α/sin. β für den Übergang eines Strahles aus einem Medium in ein zweites, in dem die Fortpflanzungsgeschwindigkeit verändert (z. B. verlangsamt) ist, für alle Einfallswinkel konstant bleibt. Diese Konstante heißt das Brechungsverhältnis — auch Brechungskoeffizient bzw. -index genannt — zwischen den in Frage kommenden Medien.

Wir wollen nunmehr Antwort auf die folgenden beiden Fragen suchen. 1. Es ist zu einem in Medium I befindlichen Objektpunkt o der im Medium II befindliche Bildpunkt i festzustellen. 2. Es ist zu einem im Medium I in

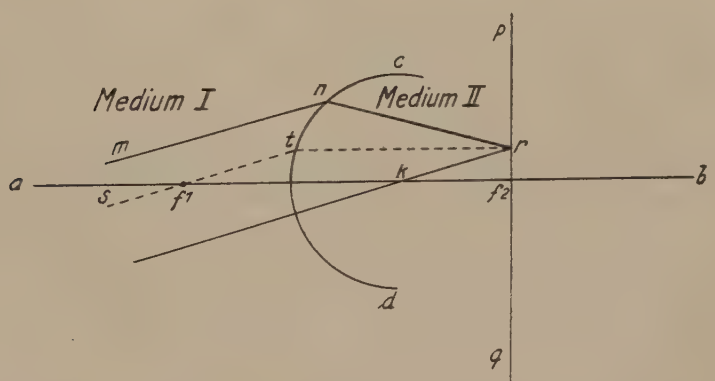
bestimmter Richtung verlaufenden Strahl der Verlauf im zweiten Medium anzugeben. Die Aufgabe 1 ist in Abb. 18 gelöst. Es wird vom Objektpunkt o ein zur optischen Achse parallel verlaufender Strahl bis zur brechenden Fläche gezogen. Wir kennen seinen weiteren Verlauf: er geht durch f_2.

Abb. 19.



Ferner ziehen wir von o jenen Strahl, der ungebrochen durch k geht. Da, wo die im Medium II verlaufenden beiden genannten Strahlen sich treffen, befindet sich der Bildpunkt i. Wir können außerdem von o aus noch den durch f_1 gehenden Strahl ziehen. Er muß im Medium II parallel zur op-

Abb. 20.



tischen Achse weiter verlaufen und trifft in i die beiden andern, bereits eingezeichneten Strahlen.

In Abb. 20 ist die zweite Aufgabe gelöst. m ist der im Medium I verlaufende Strahl. Er trifft in n auf die brechende Fläche. Um zu erfahren,

an welcher Stelle er die in f_2 errichtete Brennebene $p\ q$ schneidet, zeichnen wir unter den zu m möglichen parallelen Strahlen, die sich, wie oben bemerkt (S. 66), alle im gleichen Punkte der genannten Ebene treffen, jenen der ungebrochen durch den Krümmungsmittelpunkt k geht, ein. Da, wo dieser die Brennebene trifft *(r)* ist jener Punkt, durch den auch der von n aus weiter verlaufende Strahl nach erfolgter Brechung gehen muß. Somit gibt $n\ r$ den Verlauf des Strahles m im Medium II wieder. Es gibt übrigens noch einen Strahl im Medium I, über dessen Verlauf im Medium II wir unterrichtet sind. Es ist dies der durch f_1 verlaufende, zu Strahl m parallele Strahl s. Er trifft die brechende Fläche in t und verläuft im Medium II parallel zur optischen Achse. Er trifft die Brennebene auch in r.

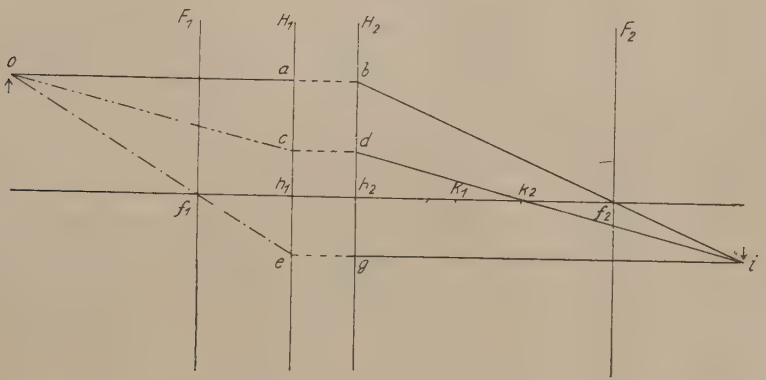
Wir haben nun schon S. 64 festgestellt, daß für den Strahlengang im Auge nicht nur eine brechende Fläche in Frage kommt, vielmehr handelt es sich um mehrere sphärische Trennungsflächen und mehrere Medien. In der Hauptsache kommen als brechende Systeme die Hornhaut und die Linse in Frage. Haben wir, ganz allgemein betrachtet, ein zusammengesetztes optisches System vor uns, dann interessiert uns in erster Linie, ob es zentriert ist, d. h. ob die optischen Mittelpunkte der in Frage kommenden Trennungsflächen alle auf einer Linie liegen, wodurch diese zur gemeinsamen optischen Achse derselben wird. Wir wollen gleich hervorheben, daß in unserem Auge die ideale Forderung der Zentrierung der brechenden Flächen nicht erfüllt ist. So liegt der Scheitelpunkt der Hornhaut nicht ganz genau im Endpunkt der optischen Achse. Auch die vordere und die hintere Linsenfläche zeigen in der Lage ihrer optischen Mittelpunkte Abweichungen, und das gleiche gilt auch für die einzelnen die Linse zusammensetzenden Schichten. Somit stellt schon aus diesem Grunde das Auge keinen idealen optischen Apparat dar, es sind jedoch die Abweichungen zumeist so geringfügig, daß es nicht zu erheblichen Störungen des scharfen Sehens kommt.

Haben wir die gleichen Aufgaben für ein zusammengesetztes optisches System zu lösen, die wir oben für den einfachen Fall nur einer brechenden Fläche beantwortet haben, so begegnen wir zunächst insofern erheblichen Schwierigkeiten, als ihre direkte Lösung sehr zeitraubend und umständlich ist. Wir müßten folgende Faktoren in Betracht ziehen: die Brechungsexponenten der in Frage kommenden Medien, die Radien der Trennungsflächen und ihre Abstände von einander. Um dem Gang der Strahlen durch ein solches System folgen zu können, müßten wir ihn auf Grund unserer allgemeinen Kenntnisse über Strahlenbrechung und der Kenntnis der erwähnten Grundlagen, die seine optischen Eigenschaften bestimmen, von einer brechenden Fläche zur anderen konstruieren. Es ist nun *Gauss* gelungen, den Nachweis zu führen, daß die Wirkung eines zusammengesetzten optischen Systems sich durch ein solches ersetzen läßt, das das erste und letzte Medium aufweist und ferner aus den folgenden, auf der optischen Achse liegenden Kardinalpunkten besteht:

1. Einem ersten *(f_1)* und zweiten *(f_2)* Hauptbrennpunkt und den zu diesen gehörenden Hauptbrennebenen *(F_1* und *F_2)*. Vgl. Abb. 21 u. 22, S. 69. Für die erwähnten Punkte gilt, daß in das System eintretende achsenparallele Strahlen, nachdem sie dieses verlassen haben, so verlaufen, daß sie sich in dem in der Richtung der Strahlen liegenden Brennpunkt treffen. Umgekehrt nehmen Strahlen, die von einem solchen ausgehen, beim Übergang in das durch die gleich zu erwähnenden Hauptebenen abgegrenzte

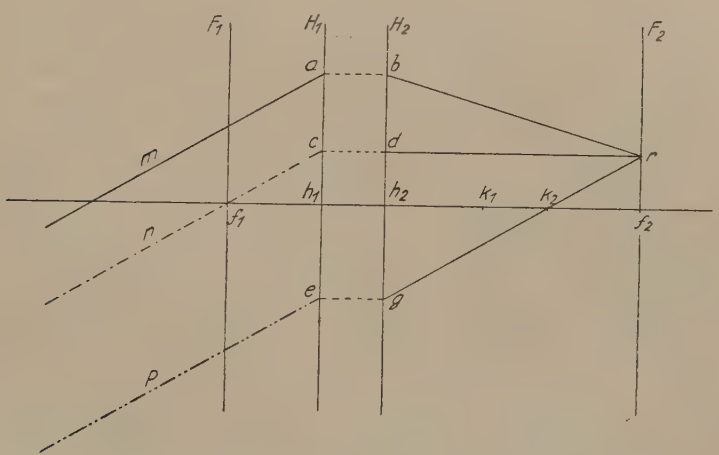
System einen der optischen Achse parallelen Verlauf. Genau so, wie bei dem S. 66 geschilderten einfachen System, gilt auch hier der Satz, daß in beliebiger Richtung parallel zu einander verlaufende Strahlen sich nach erfolgter Brechung in einem Punkte der zweiten Brennebene treffen.

Abb. 21.



Strahlen, die von einem solchen Punkte ausgehen, verlassen das betreffende System in zueinander paralleler Richtung. Man kann dieses Verhalten auch, wie folgt, zum Ausdruck bringen. Jeder in bestimmter Richtung verfolgbare Strahl hat in der umgekehrten den gleichen Verlauf. Wir können

Abb. 22.



z. B. einem von einem Gegenstandspunkt ausgehenden, parallel zu optischer Achse verlaufenden, auf eine brechende Fläche treffenden Strahl bis zum Brennpunkt folgen und an dieser Stelle den Bildpunkt feststellen und umgekehrt von ihm aus dem gleichen Strahl rückwärts nachgehen. Er trifft auf die brechende Fläche und tritt parallel zur optischen Achse aus. Man

hat Objekt- und Bildpunkt auch als zwei konjugierte Punkte bezeichnet. Es ist der eine das Bild des anderen.

2. Zwei Hauptpunkten (h_1 und h_2). Die in ihnen errichteten zur optischen Achse senkrechten Ebenen heißen Hauptebenen (H_1 und H_2). Diese sind durch die folgenden Eigenschaften charakterisiert. Jedem Punkte der ersten Hauptebene entspricht ein solcher der zweiten, und zwar an der Stelle, an der ein von einem solchen der ersteren Ebene parallel zur optischen Achse gezogene Linie die letztere trifft. Lassen wir im ersten Medium einen beliebig gerichteten Strahl auf die erste Hauptebene auftreffen, dann ist sein weiterer Verlauf zunächst der, daß eine Verschiebung parallel zur optischen Achse bis zur zweiten Hauptebene erfolgt. Von dieser ab ist der Strahlengang im zweiten Medium nach den gleichen Gesetzen festgelegt, wie wir es für ein einfaches System S. 67 ff. geschildert haben.

Es leuchtet ohne weiteres ein, daß der Abstand beider Hauptebenen zu einander von ausschlaggebender Bedeutung für den weiteren Verlauf der von Medium I nach Medium II übergehenden Strahlen sein muß. Es verhalten sich nun die sogenannten Hauptbrennweiten, d. h. der Abstand des ersten Hauptpunktes vom ersten Hauptbrennpunkt und derjenige des zweiten Hauptpunktes vom zweiten Hauptbrennpunkt zu einander wie die Brechungsindizes des ersten und letzten brechenden Mediums des Systems.

3. Endlich kommen als letzte Kardinalpunkte die beiden Knotenpunkte (k_1 und k_2) in Frage. Ihre Lage läßt sich, wie folgt, feststellen: Es wird auf der optischen Achse einmal vom ersten Hauptpunkt und dann vom zweiten der Unterschied der beiden Hauptbrennweiten aufgetragen. Es ergibt sich, daß der Abstand der beiden Knotenpunkte gleich demjenigen beider Hauptpunkte ist. Ein in der Richtung auf den ersten Knotenpunkt einfallender Strahl verläuft im zweiten Medium so, als ob er vom zweiten Knotenpunkt herkäme, d. h. es verläuft der Strahl parallel zu sich selbst um den Abstand der beiden Knotenpunkte verschoben weiter.

Auf Grund des eben Dargelegten sind wir nunmehr in der Lage zu einem Objektpunkt den zugehörigen Bildpunkt und für einen in bestimmter Richtung auf die erste Hauptebene einfallenden Strahl den Verlauf von der zweiten Hauptebene aus festzustellen. In Abb. 21 ist die erste Aufgabe und in Abb. 22 die zweite gelöst. Gegeben sei der Objektpunkt o. gesucht wird der Bildpunkt i. Wir haben ein zusammengesetztes, zentriertes, optisches System vor uns. Auf Grund der Kenntnis der Brechungsindizes der in Frage kommenden Medien, der Krümmungsradien der brechenden Flächen und ihres Abstandes haben wir die Hauptbrennpunkte und Hauptpunkte auf der optischen Achse eingetragen, die zugehörigen Ebenen errichtet und die Knotenpunkte in der genannten Achse vermerkt. Nun ziehen wir von o aus jene drei Strahlen, über deren Verlauf wir unterrichtet sind, nämlich $o\,a$, $o\,c$ und $o\,e$. Der erstere Strahl verläuft der optischen Achse parallel. Er trifft in a die erste Hauptebene (H_1). Wir bestimmen in der zweiten Hauptebene (H_2) den a entsprechenden Punkt, indem wir von a eine zur optischen Achse Parallele ziehen, d. h. im vorliegenden Fall die Richtung des einfallenden Strahles fortsetzen. Punkt b in H_2 entspricht Punkt a in H_1. Von b aus ist der Verlauf des Strahles festgelegt. Er muß durch den Brennpunkt f_2 gehen. Der zweite Strahl $o\,c$ ist derjenige, der in der Richtung auf den ersten Knotenpunkt (k_1) zu

läuft. Bei c wird die erste Hauptebene erreicht. Wir stellen, wie mitgeteilt, den entsprechenden Punkt *(d)* der Hauptebene 2 fest und lassen von da aus den Strahl durch den zweiten Knotenpunkt verlaufen. Da, wo er den durch den Brennpunkt f_2 gehenden Strahl trifft, liegt der gesuchte Bildpunkt i. Der dritte Strahl *(o e)* geht durch den ersten Brennpunkt f_1. Er verläuft, nachdem er von e in H_1 nach g in H_2 verschoben ist, parallel zur optischen Achse weiter und schneidet sich in i mit den Strahlen $b\,i$ und $d\,i$.

In Abb. 22 ist die zweite Aufgabe gelöst. Der Strahl m trifft in a auf die Hauptebene (H_1). Wir stellen den entsprechenden Punkt in der zweiten Hauptebene (H_2) fest. Es ist dies b. Nunmehr ziehen wir zwei zu m parallele Strahlen, von denen wir wissen, welchen Verlauf sie von H_2 aus nehmen. Es ist dies der durch den ersten Brennpunkt verlaufende Strahl n, der in c auf H_1 trifft und von d aus parallel zur optischen Achse weitergeht. Er trifft in r auf die zweite Brennebene. Der zweite Strahl p strebt auf den ersten Knotenpunkt (k_1) zu. Er trifft H_1 in e und hat den entsprechenden Punkt in H_2 in g. Von hier aus verläuft der Strahl durch den zweiten Knotenpunkt (k_2). Er schneidet F_2 in r. r ist somit jener Punkt der zweiten Brennebene, in dem alle zu Strahl m parallel verlaufenden, auf die Hauptebene 1 einfallenden Strahlen zusammengebrochen werden. Somit ist der Strahl $b\,r$ der gesuchte Verlauf für den Strahl m.

Unter dem Hinweis darauf, daß bei der Lichtbrechung an einer sphärischen Fläche die von einem Objektpunkte ausgehenden Strahlen im zweiten Medium nur dann zu einem Bildpunkte zusammengebrochen werden, wenn sie mit der optischen Achse nur sehr kleine Winkel bilden, die übrigen Strahlen jedoch, worauf wir noch zurückkommen, sich in ihrem Gang um so mehr abweichend verhalten[1]), je größere Winkel sie mit der genannten Achse einschließen, wollen wir jetzt zu der Betrachtung des Auges als zusammengesetztem optischem Apparat übergehen. Unsere Aufgabe ist zunächst, alle jene Faktoren festzustellen, die uns gestatten, die Lage der beiden Hauptebenen und der Kardinalpunkte innerhalb des optischen Systems des Auges kennen zu lernen, d. h. wir müssen den Abstand der Scheitelpunkte der einzelnen brechenden Flächen abmessen, ihre Radien (berechnet aus der Größe der von jenen gelieferten Spiegelbildchen) und die Brechungsindizes der in Frage kommenden Medien bestimmen. In Abb. 23, S. 72 sind auf der optischen Achse des Auges die Kardinalpunkte eingetragen und in der folgenden Zusammenstellung[2]) (vgl. S. 73) die zu ihrer Feststellung erforderlichen Grundlagen enthalten. Vorausgeschickt werden muß, daß die Linse in ihren verschiedenen Schichten, wie aus Abb. 24[3]), S. 72, klar hervorgeht, verschiedene Brechungsindizes aufweist.

---

[1]) Man kann das eben Erwähnte auch dadurch zum Ausdruck bringen, daß man jenen Teil der brechenden Fläche, durch den Strahlen zur Bilderzeugung hindurchgehen, für sich betrachtet. Handelt es sich nur um Strahlen, die mit der optischen Achse kleine Winkel bilden, dann ist die Fläche, die in Frage kommt, klein. Sie weicht von einer Ebene nicht wesentlich ab. Man hat sie Hauptebene des Systems und ihren Schnittpunkt mit der optischen Achse Hauptpunkt genannt. Sind die Winkel größer, dann macht sich die Krümmung der Fläche mehr und mehr für den Strahlengang geltend. — [2]) *H. v. Helmholtz:* l. c. *Gullstrands* Ergänzung. Bd. I. S. 300, 335. Vgl. die einschlägige Literatur in diesem Werke. — [3]) Entnommen: *A. Vogt:* Archiv f. Ophth. **109**. 189 (1922).

Der Gesamtbrechungsindex ist größer als derjenige jeder einzelnen Schicht. Dieses zunächst überraschende Ergebnis erklärt sich, wie folgt. Nach *Helmholtz* kann man die Linse, wie in Abb. 25[1]) dargestellt, als bestehend aus einem bikonvexen Kern *(A)* und zwei ihn umhüllenden

Abb. 23.

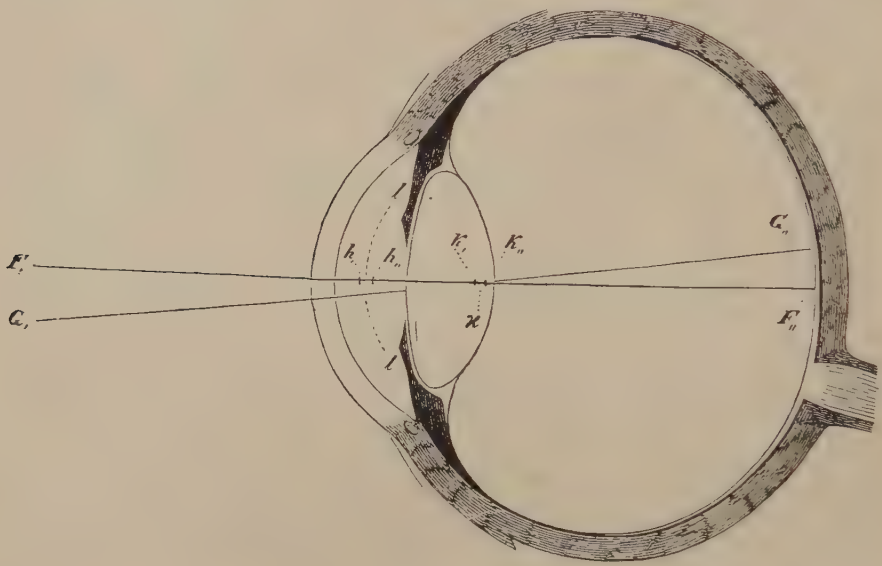
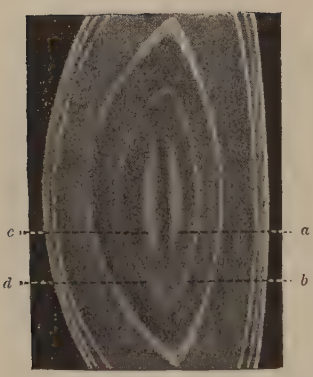
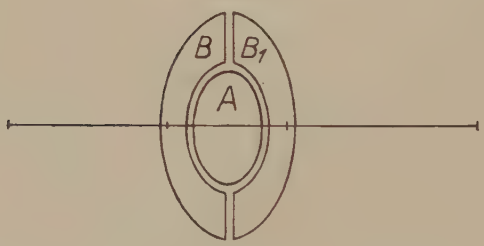


Abb. 24.



Optischer Sagittalschnitt durch die Linse eines Erwachsenen. *a b, c d* = die Embryonalzonen.

Abb. 25.



konkav-konvexen Scheiben *(B, B_1)* betrachten. Es hat der Kern nicht nur eine höhere Brechkraft als die zuletzt genannten Anteile der Linse, vielmehr ist auch die Krümmung eine stärkere. Wäre die Linse in ihrer Gesamtheit so beschaffen, wie die Kernsubstanz, d. h. wäre sie homogen, dann würde die Brechkraft der Kernlinse durch diejenige der beiden Konkavlinsen abgeschwächt. Dadurch, daß der Brechungsexponent der letzteren kleiner als

[1]) Entnommen: *H. v. Helmholtz:* Handbuch der physiologischen Optik. 3. Aufl. (herausgegeben von *A. Gullstrand, J. v. Kries* u. *W. Nagel*). L. Voß, Hamburg und Leipzig. **1**. 77 (1909).

der des Kernes ist, gewinnt die Linse als Ganzes an Brechkraft. Die Wirkung der Kernlinse wird nach *Gullstrand*[1]) durch eine Linse dargestellt, die den Brechungsindex des Linsenzentrums besitzt und in einem Medium mit dem Brechungsexponenten der Linsenpole suspendiert ist, und welche die gleiche Brechkraft und dieselben Hauptpunkte, wie die reelle Kernlinse aufweist, und deren Brechkraft auf die beiden Flächen in demselben Verhältnis wie in jener auf die beiden vor und hinter dem Linsenzentrum gelegenen Anteile der Linsensubstanz verteilt ist. Er nennt diese hypothetische Linse äquivalente Kernlinse. Der Vorzug des Arbeitens mit einer solchen Linse liegt darin, daß die Linse als Ganzes in bezug auf die Abbildungsgesetze genau die optischen Eigenschaften der Wirklichkeit hat.

1. Abstand der brechenden Flächen im Auge:

	Ferne		Nähe	
Ort der vorderen Hornhautfläche	0·0	*mm*	0·0	*mm*
„ „ hinteren „	0·5	„	0·5	„
„ „ vorderen Linsenfläche	3·6	„	3·2	„
„ „ hinteren „	7·2	„	7·2	„
„ „ vorderen Fläche der äquivalenten Linsenfläche	4·146	„	3·8725	„
„ „ hinteren „ „ „ „	6·565	„	6·5275	„
(Abstand der Fovea centralis retinae	24·0	„	24·0	„)

2. Krümmungsradius der brechenden Flächen:

Krümmungsradius der vorderen Hornhautfläche	7·7	*mm*	7·7	*mm*
„ „ hinteren „	6·8	„	6·8	„
„ „ vorderen Linsenfläche	10·0	„	5·33	„
„ „ hinteren „	— 6·0	„	— 5·33	„
„ „ vorderen Fläche d. äquivalenten Kernlinse	7·911	„	2·655	„
„ „ hinteren „ „ „ „	— 5·76	„	— 2·655	„

3. Brechungsindex:

Brechungsindex der Hornhaut	1·376
„ des Kammerwassers	1·336
„ des Glaskörpers	1·336
„ der Gesamtlinse	1·4085
„ des vorderen Linsenpols	1·3870
„ des hinteren „	1·3850
„ des Linsenäquators	1·3750
„ der äquivalenten Kernlinse	1·406

Die Orte für die S. 68 ff. angeführten Kardinalpunkte für das im Auge vorhandene zentrierte optische System sind:

	Ferne		Nähe		
Für den ersten Hauptpunkt *(h)*	1·348	*mm*	1·722	*mm*	hinter d. Hornhautscheitel
„ „ zweiten „ *(h_1)*	1·602	„	2·086	„	„ „ „
„ „ ersten Hauptbrennpunkt *(F_I)*	—15·707	„	—12·397	„	vor „ „
„ „ zweiten „ *(F_{II})*	24·387	„	21·016	„	hinter „ „
„ „ ersten Knotenpunkt *(K_I)*	7·078	„	6·533	„	„ „ „
„ „ zweiten „ *(K_{II})*	7·332	„	6·847	„	„ „ „
Die vordere Brennweite beträgt	—17·055	„	—14·169	„	„ „ „
„ hintere „ „	22·785	„	18·930	„	„ „ „

Die vorstehend mitgeteilten Werte sind nicht als solche zu betrachten, die für den im Auge verwirklichten dioptrischen Apparat allgemeine Gültig-

[1]) Entnommen: *H. v. Helmholtz:* l. c. S. 83. — *A. Gullstrand* in *H. v. Helmholtz:* l. c. Bd. I. S. 298.

keit haben, vielmehr gelten sie nur für die oben angeführten Werte für den Abstand der brechenden Flächen, die Krümmungsradien und die Brechungsexponenten. Man hat ein Auge, in dem die mitgeteilte Lage der Kardinalpunkte vorhanden ist, als ein schematisches bezeichnet. Zunächst ist zu bemerken, daß individuelle Unterschiede in der Lage der Brennpunkte, der Haupt- und Knotenpunkte vorhanden sind. Ferner verschieben sie sich mit der Einstellung des Auges auf verschiedene Entfernungen. Es geht dies sehr deutlich aus der in der obigen Tabelle enthaltenen Gegenüberstellung der entsprechenden Werte für das Sehen in die Ferne und in die Nähe hervor. Wir kommen auf diesen Punkt noch zurück.

An die Stelle des schematischen Auges, in dem der Strahlengang genau so zu konstruieren ist, wie wir es S. 70 ff. für zusammengesetzte, zentrierte optische Systeme geschildert haben, kann man ein sogenanntes reduziertes setzen[1]), d. h. es wird der sehr geringe Abstand zwischen den beiden Haupt- und Knotenpunkten vernachlässigt, bzw. es werden beide in der Mitte zwischen ihnen zu je einem Haupt- und Knotenpunkt vereinigt. In Abb. 23, S. 72 bedeutet $l\,l$ die dem reduzierten Auge entsprechende brechende Fläche. Bei x befindet sich ihr Mittelpunkt. Das reduzierte Auge stellt somit ein einfaches optisches System dar. Der einfache Hauptpunkt befindet sich 1·475 *mm* und der einfache Knotenpunkt 7·205 *mm* hinter dem Hornhautscheitel. Vom letzteren aus wird durch den „reduzierten" Hauptpunkt ein Kreisbogen $(l\,l)$ gezogen (Krümmungsradius 5·730 *mm*). Er stellt die oben erwähnte brechende Fläche dar. Es wird angenommen, daß sie nach vorn an Luft und nach hinten an den Glaskörper grenzt (es kommen somit die Brechungsexponenten 1 und 1·33 in Betracht). Die vordere Brennweite beträgt — 15 *mm*, die hintere 20 *mm*. Der hintere Brennpunkt fällt in die Netzhaut.

In Abb. 26 ist an Hand des reduzierten Auges die Konstruktion des Bildes für die Objekte $a\,a_1$, $b\,b_1$ und $c\,c_1$ mitgeteilt. Es wird vom oberen und unteren Ende der Pfeile der ungebrochen verlaufende Richtungsstrahl durch den Knotenpunkt k gezogen. Wo diese Strahlen die zweite Brennebene = Retina treffen, liegt der zu dem betreffenden Objektpunkt, von dem der Strahl ausgeht, gehörige Bildpunkt. Angenommen ist, daß das Auge in die Ferne eingestellt sei. Das auf der Netzhaut entworfene Bild ist, wie die Abb. 26 zeigt, umgekehrt und verkleinert.

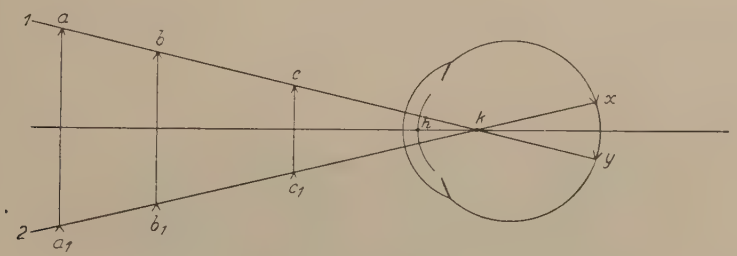
Der Winkel $1\,k\,2$, der von den beiden Richtungsstrahlen eingeschlossen wird, wird Seh- oder Gesichtswinkel genannt. Er ist gleich dem Winkel $x\,k\,y$. In der Abbildung ist angedeutet, daß eine unendlich große Zahl von Gegenständen, die sich in verschiedenem Abstand vom Auge befinden, einen gleich großen Sehwinkel und ein gleich großes Netzhautbild aufweisen können. Wir kommen auf diesen wichtigen Befund noch zurück.

---

[1]) *J. B. Listing:* Beitrag z. physiol. Optik. Göttinger Studien. 1. Abt. 52 (1845); *R. Wagners* Handwörterbuch der Physiol. Vieweg, Braunschweig. 4. 451 (1853). — *F. C. Donders* [Holländische Beiträge zu den anat. u. physiol. Wissensch. 1. 107 (1847)] hat ein reduziertes Auge mit für Berechnungen noch einfacheren Werten angegeben, nämlich: vordere Brennweite —15 *mm*, hintere 20 *mm*, Radius der brechenden Fläche 5 *mm*, Ort des Hauptpunktes hinter der Hornhaut des schematischen Auges 2 *mm*.

Bevor wir uns den im Auge vorhandenen besonderen Einrichtungen zuwenden, die im Dienste der Regulierung des einfallenden Lichtbündels und der Strahlenbrechung bei der Abbildung von Gegenständen, die verschieden weit vom Auge entfernt sind, stehen, müssen wir die Aufmerksamkeit noch auf einige Punkte lenken, die bei der Konstruktion von einfachen und zusammengesetzten optischen Apparaten große Schwierigkeiten bereitet haben und erst im Laufe der Zeit überwunden werden konnten. Es ist dies einmal das Verhalten der Strahlenbrechung an verschieden weit von der optischen Achse entfernten Stellen — wir haben bei unserer bisherigen Darstellung vorausgesetzt, daß die in das optische System einfallenden Strahlen mit der optischen Achse einen sehr kleinen Winkel bilden. Dazu kommt ferner, daß die im Bereich der sichtbaren strahlenden Energie gelegenen Anteile verschiedener Wellenlänge Unterschiede in der Stärke der Brechung zeigen. Es werden die kurzwelligen Strahlen stärker gebrochen als die langwelligen, abgestuft von violett bis rot. Wir haben uns ferner noch, damit wir uns verständigen können, mit dem Maß der Brechkraft zu beschäftigen. Brennweite und Brechkraft sind ein-

Abb. 26.



ander reziprok. Als Maßeinheit der letzteren gilt die Brechkraft einer Linse mit einem Meter Brennweite. Sie wird durch den reziproken Wert der Brennweite der Linse ausgedrückt. Die erwähnte Maßeinheit ist Dioptrie genannt worden. Eine Linse mit der Brechkraft von einer Dioptrie (D)[1]) bedeutet somit eine solche, deren Brennweite einen Meter beträgt. Haben wir es mit einer solchen von 2 D zu tun, dann wissen wir, daß ihr Brennpunkt in einer Entfernung von 50 *cm* von ihr liegt. Kennen wir die Brennweite, dann ist die Feststellung der Dioptriezahl einfach. Einer Linse von 20 *cm* Brennweite entsprechen 5 Dioptrien (100 : 20). Eine solche von zwei Meter Brennweite weist $^1/_2$ Dioptrie auf. Je größer die Brennweite ist, um so kleiner ist die Dioptrienzahl und umgekehrt, je größer diese ist, um so näher zur Linse liegt der Brennpunkt.

Da uns die Brennweiten der einzelnen im Auge befindlichen, Licht brechenden Flächen bekannt sind, können wir ihre Brechkraft in Dioptrien zum Ausdruck bringen und so ersichtlich machen, welchen Einfluß Hornhaut und Linse auf den Strahlengang im Auge ausüben. Die folgende Tabelle enthält die erwähnten Werte:

---

[1]) + D bedeutet die Brechkraft der Sammellinsen und — D diejenige der Zerstreuungslinsen.

	Ferne	Nähe
Brechkraft der Hornhaut[1,2])	43·05 D	43·05 D
Brechkraft der Linse[3])	19·11 „	33·06 „
Brechkraft des ganzen Auges	58·64 „	70·57 „

Ein Blick auf die vorstehenden Werte zeigt, daß von allen Medien der Hornhaut die bei weitem größte Brechkraft zukommt. Ferner erkennen wir, daß diese an der Einstellung des Auges auf Gegenstände verschiedener Entfernung vom Auge keinen Anteil hat, vielmehr ist nur die Brechkraft der Linse veränderlich.

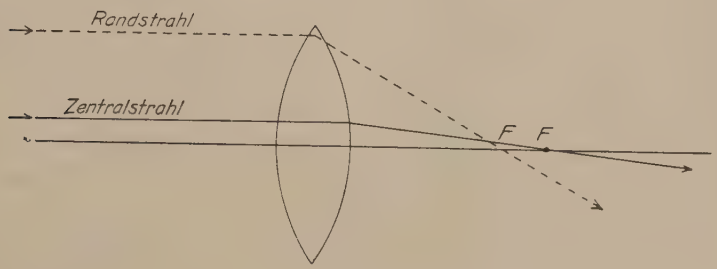
Betrachten wir das Verhalten von Lichtstrahlen, die auf verschiedene Stellen von kugelig gekrümmten, brechenden Flächen, z. B. Linsen, einfallen, dann bemerken wir, daß sie verschieden stark gebrochen werden[4]). Verfolgen wir zur optischen Achse parallel verlaufende Strahlen, dann erkennen wir, daß der Brennpunkt für die Randstrahlen der brechenden Fläche näher liegt als derjenige der Zentralstrahlen, d. h. Lichtstrahlen, die sich in unmittelbarer Nähe der optischen Achse befinden, werden am schwächsten und diejenigen, welche die gekrümmte Fläche an der Peripherie durchsetzen, am stärksten gebrochen. Man nennt diese Erscheinung sphärische Aberration. In unserem Auge zeigen sowohl Hornhaut als Linse diese Aberration. Der Unterschied in der Brechkraft zwischen Hornhautscheitel und Hornhautrand beträgt 4 Dioptrien[5]). Der Brennpunkt für die Randstrahlen liegt 1·2 *mm* von dem der Zentralstrahlen entfernt. In Abb. 27 ist die verschiedene Brechung der Rand- und Zentralstrahlen am Beispiel einer Linse dargestellt. Bei der Linse unseres Auges ist dadurch ein gewisser Ausgleich getroffen, daß sie im Randbezirk an sich schwächer lichtbrechende Substanzen besitzt als im Zentrum. Dazu kommt, daß die Krümmung der brechenden Flächen im Auge am Rande abgeschwächt ist, auch kommen die Randbezirke für den Strahlengang nur bei stark erweiterter Pupille in Frage. Besonders leicht läßt sich die periphere Abflachung an der Hornhaut[6]) feststellen, indem man die in Abb. 28[7]) wiedergegebene Figur sich in ihr spiegeln läßt[8]), das Spiegelbild photographiert und dann den Abstand der Kreise genau ausmißt. Bei der Linse wird die Form der vorderen Fläche durch den Bau des Ziliarkörpers beeinflußt, und zwar besonders bei der Einstellung des brechenden Systemes auf vom Auge verschieden weit ent-

---

[1]) Die vordere Brennweite für das Hornhautsystem beträgt —23·227 *mm* und die hintere 31·031 *mm*. — [2]) Vgl. u. a. *Adolf Steiger:* Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Hornhautrefraktion. Bergmann, Wiesbaden 1895. — *A. Gullstrand* in *v. Helmholtz:* l. c. — [3]) Die Brechkraft ist überall da gleich dem reziproken Wert der in Metern gemessenen vorderen Brennweite, wo das erste Medium Luft ist. Bei der Linse ist dies nicht der Fall. Nach vorne grenzt sie an den Inhalt der vorderen Kammer und nach hinten an den Glaskörper. Ihre Brechkraft ist gleich dem reziproken Wert der durch das Brechungsvermögen dieser Medien (1·336) dividierten, in Metern gemessenen Brennweite (1·336/0·069908). — [4]) Vgl. die Literatur und weitere Einzelheiten zu den ganzen Problemen der Dioptrik bei *Carl Hess:* Die Refraktion und Akkomodation des menschlichen Auges und ihre Anomalien, in *Graefe-Saemisch*, Handbuch der gesamten Augenheilkunde. 3. Auflage. Wilhelm Engelmann, Leipzig 1910. — [5]) *A. Gullstrand:* Photographisch-ophthalmometrische und klin. Unters. der Hornhautrefraktion. Stockholm 1896. — [6]) *M. Blix:* Oftalmometriska studien. Upsala läkaref. förhandl. **15**. 349 (1880). — *H. Aubert: Pflügers* Arch. **35**. 597 (1885); **49**. 626 (1891). — *Sulzer:* Arch. d'ophth. **11**. 419 (1891); **12**. 32 (1892). — *Eriksen:* Aarhus. 1893. — [7]) Entnommen: *A. Gullstrand* in *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **1**. 267. — [8]) *A. Gullstrand* in *v. Helmholtz:* l. c. S. 267 ff.

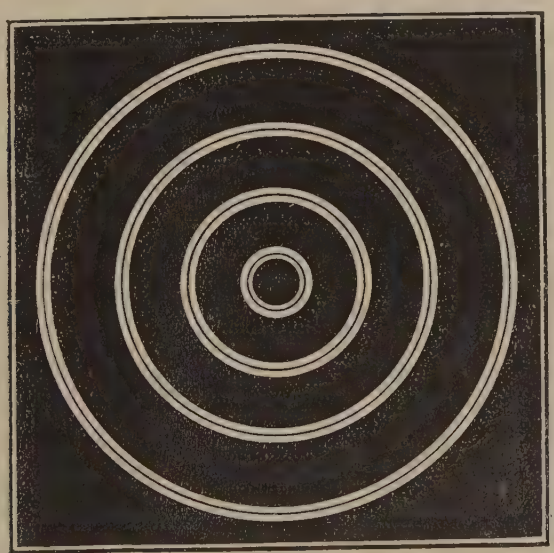
fernte Gegenstände. Wir werden bald erfahren, daß die S. 51 erwähnte Zonula dabei eine bedeutsame Rolle spielt und gespannt und entspannt wird. Es stehen im ersteren Falle die einzelnen Meridiane, je nachdem sie Zonulafasern gegenüberstehen oder nicht, unter verschiedenem Druck. Es kommt zu einer Deformation der vorderen Linsenfläche, die sich in Gestalt von

Abb. 27.



Einkerbungen des Linsenrandes geltend macht. Auf diesem Umstand beruht z. B. das strahlige Aussehen der Sterne. Es verschwindet, wenn die Linse entfernt ist.

Abb. 28.



Es sei gleich hier angefügt, daß ganz verschieden große Anteile der brechenden Flächen für den Strahlengang in Frage kommen, indem die schon S. 42 erwähnte Iris bald einen größeren, bald weniger großen Teil der einfallenden Strahlen abblendet, d. h. die Mitwirkung der Randstrahlen bei der Entwerfung des Bildes auf der Netzhaut mehr oder weniger aus-

schaltet. Auch die heterogene Beschaffenheit der Linse schwächt die sphärische Aberration ab.

Der Umstand, daß die Hornhaut in den verschiedenen Meridianen nicht genau gleich stark, vielmehr zumeist im vertikalen am stärksten und im horizontalen am schwächsten gekrümmt ist [1]), bildet ein weiteres Moment zur Verhinderung der Vereinigung eines in das Auge einfallenden Strahlenbündels in einem Punkt. Es sei gleich vorweg genommen, daß der Grad der „Astigmatismus“ [2]) (Nichtvereinigung in einem Punkt) genannten Erscheinung — er wird durch den Unterschied in der Brechkraft der in Frage kommenden, in ihrer statischen Refraktion die Extreme darstellenden Meridiane des Systems ausgedrückt — unter gewöhnlichen Verhältnissen unbedeutend ist und noch dadurch eine Abschwächung erfährt, daß bei der Linse der am stärksten brechende Meridian zumeist der horizontale ist und außerdem jener Bezirk der brechenden Flächen, der für den Strahlengang infolge Einschaltung der Iris in Betracht kommt, an und für sich in der Brechkraft der einzelnen Meridiane keine so großen Abweichungen zeigt, wie die ganze Hornhaut- und Linsenfläche. Der Grad des Astigmatismus, bedingt durch die verschiedene Brechkraft der einzelnen Meridiane, ist individuell verschieden groß. Mit dem Alter verändert sich der Hornhautastigmatismus [3]). Es nimmt die stärkere Brechkraft im vertikalen Meridian ab. Es wird schließlich häufig der horizontale Meridian der stärker brechende. Übersteigt der Astigmatismus gewisse Grenzen, dann treten insofern Störungen auf, als die auf der Netzhaut entworfenen Bilder so unscharf sind, daß das Sehen darunter leidet. Hilfe läßt sich in solchen Fällen dadurch bringen, daß man mittels entsprechender Zylindergläser [4]) für sämtliche Meridiane die gleiche Brechkraft vermittelt [5]). Das wird erreicht, indem man das Zylinderglas mit seiner stärksten Krümmung vor den am schwächsten brechenden Meridian bringt [6]). Eine solche Korrektur ist jedoch nur dann von einem vollen Erfolg begleitet, wenn die einzelnen Meridiane sich nicht sprunghaft in ihrer Brechkraft verschieden verhalten, wie das der Fall ist, wenn die Hornhaut infolge von Veränderungen Vorwölbungen bzw. Vertiefungen aufweist. Das ist z. B. beim sog. Kerato-

---

[1]) *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. — *F. C. Donders:* Arch. f. Ophth. **7**. 155 (1861); **10**. 83 (1864). — Vgl. ferner *A. Gullstrand:* Skand. Arch. f. Physiol. **2**. 269 (1890); Annalen der Physik. (4). **18**. 941 (1905). — *J. H. Knapp:* Arch. f. Ophth. **8**. 185 (1862); Monatsbl. f. Augenheilk. 304 (1864). — Vgl. von neueren Unters.: *Lang:* British j. of ophth. **4**. 126 (1920). — [2]) Streng genommen, gehören auch die sphärische und chromatische Aberration und überhaupt alle Erscheinungen zum Astigmatismus, die bedingen, daß von einem Objektspunkt ausgehende Strahlen sich nicht in einem Bildpunkt vereinigen. Man hat jedoch die genannte Bezeichnung besonders für jene Fälle vorbehalten, bei denen durch die verschiedene Brechkraft der einzelnen Meridiane der brechenden Flächen die punktförmige Vereinigung von Strahlen verhindert ist. — [3]) Vgl. *W. Schön:* Arch. f. Ophthal. **33**. 1 (1887). — *G. Pfalz:* A. f. Augenheilkunde. **3**. 16 (1900). — [4]) Vgl. hierzu *E. Javal:* Ann. d'oculiste. **55**. 5. (1866). — [5]) Die Brechung findet bei Zylindergläsern an zylindrischen Flächen mit größerem oder kleinerem Radius statt. Die in solchen Gläsern in der Richtung der Achse einfallenden Strahlen gehen ungebrochen durch sie hindurch. In allen anderen Meridianen findet Lichtbrechung zunehmend mit der Verringerung des Radius statt. Die stärkste Brechung findet sich in dem zur Achse senkrechten Meridian. — [6]) Ist z. B. der horizontale Meridian des optischen Systems der am schwächsten brechende, dann wird der am stärksten brechende Meridian des Zylinderglases vor ihn gebracht. Es befindet sich dann seine Achse ohne weiteres vor dem am stärksten brechenden vertikalen Meridian des zu korrigierenden optischen Systems.

konus der Fall. Man hat von einem regelmäßigen und unregelmäßigen Astigmatismus gesprochen.

Es gibt eine ganze Reihe von Versuchsanordnungen, die gestatten, astigmatische Erscheinungen subjektiv festzustellen. Es sei der folgende Versuch als Beispiel angeführt. Erkennt man in den Abb. 29 [1]) und 30 die vertikale Linie bzw. Linien scharf, so erscheinen die horizontalen unscharf (d. h. nicht so schwarz, wie die vertikalen, ja, bei größeren Abweichungen in der Brechkraft der einzelnen Meridiane des brechenden Systems ganz unscharf, verwaschen). Betrachtet man nunmehr die horizontale Linie bzw. Linien in Abb. 29 und 30, dann gelingt es nicht, gleichzeitig die vertikale bzw. die vertikalen ebenso scharf zu erkennen. Man beobachte an sich selbst, daß das Auge für die vertikalen und horizontalen Linien verschieden eingestellt werden muß. Sobald wir jenen Einstellungsvorgang, der Akkommodation genannt worden ist, in seinem Wesen

Abb. 29.

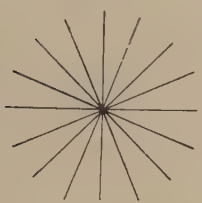
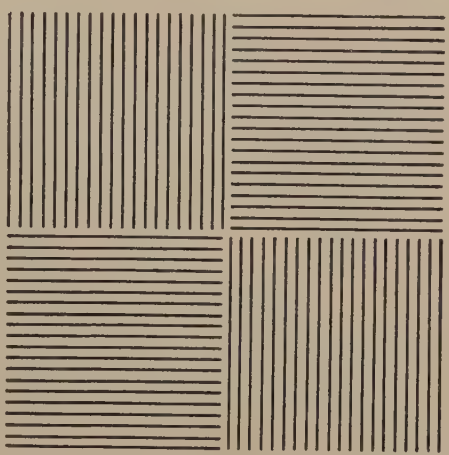


Abb. 30.



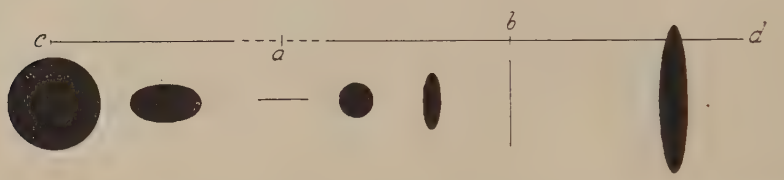
kennen gelernt haben werden, wird uns die Notwendigkeit der Einstellung des Auges beim erwähnten Versuch verständlich. Zuvor sei an die folgende Feststellung erinnert. Ein lichtbrechendes System, z. B. eine Linse, das im horizontalen Meridian Strahlen schwächer als im vertikalen bricht, besitzt keinen einheitlichen Brennpunkt für zur optischen Achse parallel einfallende Strahlen, vielmehr werden die im letzteren Meridian einfallenden Strahlen früher zusammengebrochen als die den ersteren durchsetzenden. Es erfolgt ein Zusammenbrechen der Lichtstrahlen in den Brennpunkten der beiden genannten Hauptmeridiane zu je einer Brennlinie. Die vordere entspricht dem Brennpunkte des vertikalen Meridians. Sie steht senkrecht gegen ihn. Die hintere Brennlinie, die den Brennpunkt des horizontalen Meridians vertritt, steht senkrecht gegen diesen.

Am besten folgen wir den beiden durch die Hauptmeridiane gehenden Strahlenbündeln auf ihrem Wege durch das brechende System bis zur Vereinigung zu den entsprechenden Brennlinien, es werden uns dann die ganzen Erscheinungen ohne weiteres klar. Am Orte des Schnittpunktes jener Strahlen, die durch den stärker brechenden Meridian gegangen sind, kommt jenes Strahlenbündel, das den schwächer brechenden passiert hat,

[1]) Entnommen: *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. S. 163.

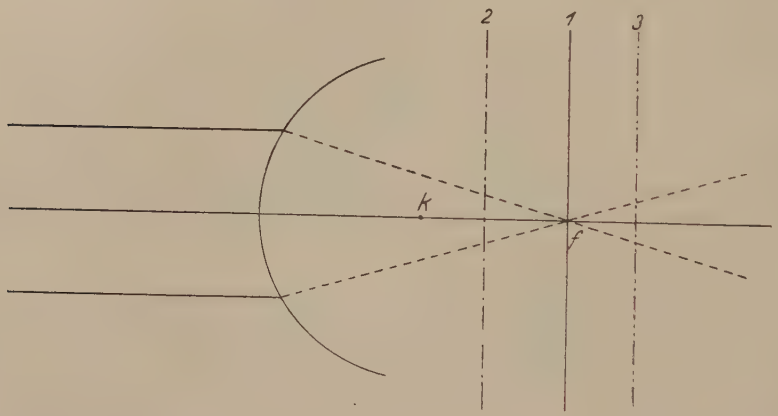
noch nicht zur Schneidung. Es entsteht deshalb eine Bildlinie. Am Orte des Schnittpunktes der zuletzt genannten Strahlen machen sich jene Strahlen geltend, die bereits im Schnittpunkt zusammengebrochen waren und nunmehr wieder auseinander streben. Daher entsteht auch an dieser Stelle eine Bildlinie (die hintere). Bleiben wir bei dem oben angeführten Beispiel, wonach der vertikale Meridian der stärker brechende ist, dann zeigt das Strahlenbündel, das zunächst einen runden Querschnitt besitzt, auf dem Wege bis zu den beiden Bildlinien die folgenden Veränderungen. Wir erhalten, wie in Abb. 31[1]) dargestellt ist, vor der ersten

Abb. 31.



Bildlinie im Querschnitt eine Ellipse, deren großer Durchmesser horizontal steht; dann verengt sich das Strahlenbüschel und geht *(a)* in die erste, horizontal stehende Bildlinie über. Es zeigt dann jenseits dieser der Querschnitt des Strahlenbündels wieder die Gestalt einer Ellipse mit horizontal stehendem

Abb. 32.



großem Durchmesser, dann folgt ein Kreis und darauf wieder eine Ellipse. Diesmal steht der große Durchmesser vertikal. Es folgt nunmehr der Ort der zweiten Bildlinie *(b)* in Gestalt einer vertikal stehenden Linie. Hierauf folgt wieder eine Ellipse als Querschnitt der nach der Vereinigung auseinandergehenden Strahlen.

Es wird aus dem eben Dargestellten ohne weiteres verständlich, daß von Linien, die in ihrer Richtung mit einem der beiden Hauptmeridiane übereinstimmen scharfe Bilder entstehen, jedoch nicht zugleich von beiden, sondern entweder vom stärker oder schwächer brechenden Meridian

[1]) Nach *H. v. Helmholtz.*

aus, weil ja die entsprechenden Bildlinien nicht zugleich in der gleichen Entfernung vom brechenden System aus entstehen. Entweder fällt die vertikale Bildlinie in den Bereich der Licht perzipierenden Netzhautelemente oder aber die horizontale. In Abb. 32 ist an einem einfachen Beispiel dargestellt, wie parallel einfallendes Licht im Brennpunkt des brechenden Systems zusammengebrochen wird. Die Strahlen divergieren von diesem Punkt aus. Befände sich der Auffangeschirm für das Bild nicht im Brennpunkt *f*, sondern z. B. bei 3, dann würde dieser den Strahlenkegel, der seine Spitze in *f* hat, schneiden. Auf ihm erschiene der entsprechende Querschnitt des Strahlenbündels abgebildet, und zwar in Form einer belichteten Kreisfläche. Das gleiche wäre der Fall, wenn der Auffangeschirm sich vor dem Vereinigungspunkt der Strahlen befände, z. B. bei 2 in Abb. 32. Je weiter entfernt sich dieser von *f* befindet, um so größer fällt das sog. Zerstreuungsbild aus. Im Fall der Entstehung einer vorderen und hinteren Bildlinie wird stets dasjenige Strahlenbündel, das nicht in der Netzhaut vereinigt wird, von dieser geschnitten, und zwar in einem Querschnitt, der sich aus Abb. 31 ergibt.

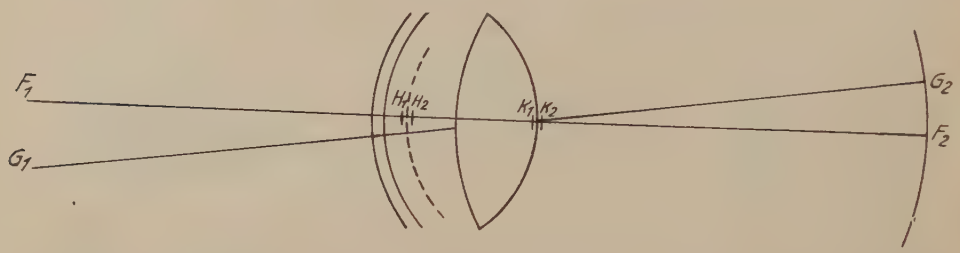
Es gibt noch eine weitere Möglichkeit der Entstehung von Zerstreuungskreisen auf der Netzhaut. Es ist dies bei schiefem Einfall eines Strahlenbündels der Fall, und zwar auch dann, wenn die brechende Fläche in allen Teilen die gleiche Brechkraft aufweist. Es stellt diese Art von „Astigmatismus" einen Sonderfall der sphärischen Aberration dar. Er ist erst durch die Forschungen *A. Gullstrands* erkannt und in seiner großen Bedeutung ausgewertet worden. Wir haben schon S. 45, 49 hervorgehoben, daß sich in der Netzhaut eine Stelle befindet, die nur Zapfenzellen aufweist und der die übrigen Netzhautschichten fehlen. Es ist dies die Fovea centralis. Dieser Ort der Netzhaut wird stets dann eingestellt, wenn es gilt, einen Gegenstand scharf zu sehen — zu fixieren. Nun fällt die Linie, die den Knotenpunkt des Auges mit der Fovea centralis verbindet, Gesichtslinie genannt, nicht mit der optischen Achse zusammen, vielmehr schneiden sich beide unter einem Winkel (α). Vergleiche hierzu in Abb. 33, S. 82 den Winkel, den die optische Achse F_1 F_2 mit der Gesichtslinie G_1 G_2 einschließt. Jener Winkel beträgt im horizontalen Meridian etwa 3° 5′—7° und im vertikalen etwa 3° 5′. Der Umstand, daß optische Achse und Gesichtslinie sich nicht decken, bewirkt, daß entgegen der bisher unserer Darstellung über den Strahlengang im schematischen und reduzierten Auge zugrunde gelegten Annahme eines geraden Einfalls von Strahlen und insbesondere von solchen mit kleinem Winkel (Zentralstrahlen) alle für uns in Frage kommenden Strahlenbündel in schiefer Richtung in das Auge einfallen. Das bedeutet, daß in jedem Falle ein homozentrisch auf das Auge eintreffendes Strahlenbündel im Auge astigmatisch wird [1]). Am stärksten gebrochen werden die im horizontalen Meridian des Auges einfallenden Strahlen. Es sei daran erinnert, daß die Hornhaut im vertikalen Meridian stärker bricht. Es findet in gewissem Umfange ein Ausgleich der durch die verschiedene Brechkraft der Meridiane und der durch den schiefen Strahleneinfall bedingten Aberration statt, jedoch nicht in dem Ausmaße, daß es zu einer Auslöschung des Astig-

[1]) Vgl. *L. Hermann: Poggendorff*s Annalen. 153 (1874); *Pflüger*s Archiv. **18.** 443 (1878); **20.** 370 (1879); **27.** 291 (1882). — *A. Gullstrand:* Arch. f. Ophthal. **49.** 56 (1900); **53.** 185 (1901); in *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **1.** 226 ff.

matismus käme. Im allgemeinen überwiegt der Einfluß der stärkeren Brechkraft des vertikalen Meridianes.

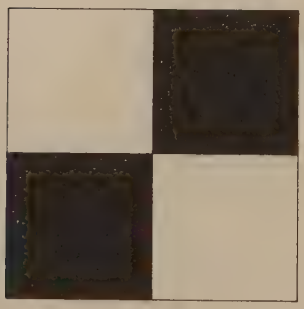
Bei kleinem Winkelabstand von der Gesichtslinie macht sich der Fehler des Astigmatismus bedingt durch schiefen Strahleneinfall nicht störend bemerkbar. Ist er größer, dann kommt es zur Bildung von zwei Brennlinien, wenn ein ferner Punkt zur Abbildung kommt. Die hintere fällt annähernd in die Netzhaut[1]). Wir werden später die Gründe kennen lernen,

Abb. 33.



weshalb, wie die Erfahrung zeigt, trotz der durch verschiedene Ursachen bedingten astigmatischen Erscheinungen im allgemeinen keine Beeinträchtigung des scharfen Sehens erfolgt. In Betracht kommt einerseits der Umstand, daß die peripher von der Fovea centralis gelegenen Netzhautteile eine geringere Sehschärfe zeigen, andererseits spielt der simultane Kontrast eine bedeutsame Rolle.

Abb. 34.

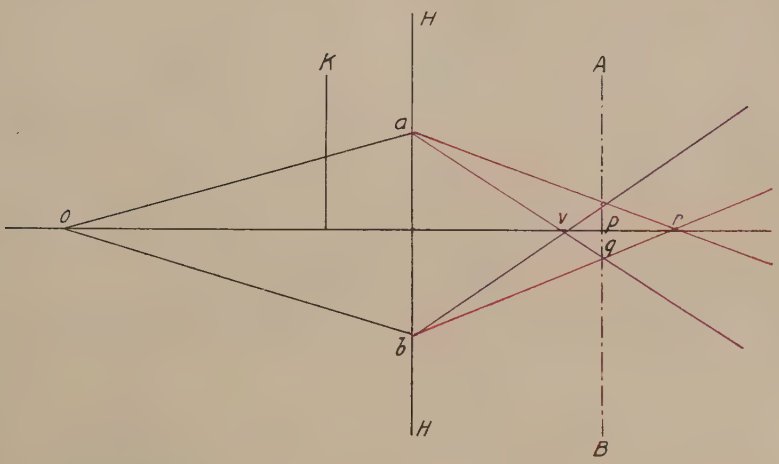


Wir müssen nun noch des Umstandes gedenken, daß Strahlen verschiedener Wellenlänge verschieden stark gebrochen werden. Es kommt dadurch die sogenannte chromatische Aberration zustande. Wir haben schon erwähnt, daß die kurzwelligen Strahlen am stärksten und die langwelligen am schwächsten gebrochen werden (vgl. hierzu Abb. 35, S. 83). Die Folge der erwähnten Erscheinung ist, daß der Brennpunkt für die violetten Strahlen etwa 0·6 *mm* näher der Hornhaut liegt, als derjenige für rotes Licht. Daß unser Auge kein achromatisches System darstellt, läßt sich leicht zeigen. Man betrachte die Abb. 34, und zwar in der Entfernung des deutlichen Sehens. Man erkennt die schwarzen und weißen Felder ohne farbige Säume. Schiebt man nun dicht vor das Auge, das die Abbildung betrachtet, ein Kartenblatt so vor, daß es etwa die halbe Pupille abdeckt und sein Rand den Grenzen der Felder der Abbildung parallel steht, so bemerkt man an diesen farbige Säume. Je nachdem wir das Kartenblatt von der einen oder anderen Seite vor die Pupille schieben erscheinen uns die Grenzen der Felder gelb-rot oder bläulich-violett eingerahmt. In Abb. 35 ist dargelegt, wie sich die ganze Erscheinung erklären läßt. Es

[1]) *A. Fick*: *Pflügers* Arch. **19**. 145 (1879).

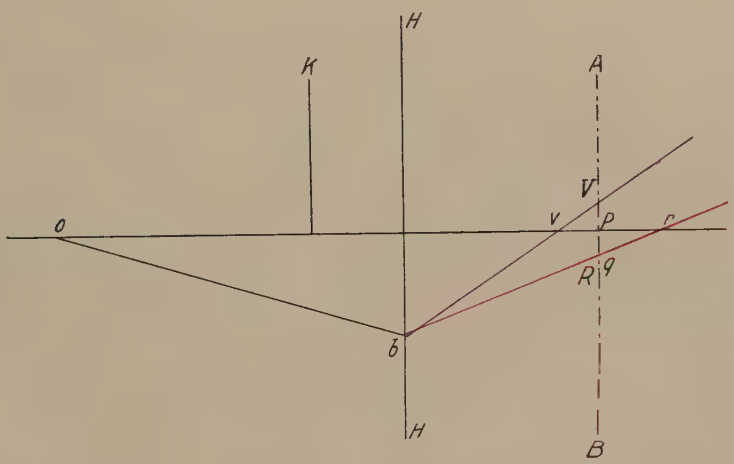
sei o ein Objektpunkt an der Grenze eines schwarzen und weißen Feldes. $H\,H$ stelle die Hauptebene des Auges dar. Es vereinigen sich die violetten Strahlen $o\,a$ und $o\,b$ in v und die roten in r auf der optischen Achse.

Abb. 35.



Zwischen v und r entsteht ein kleiner Zerstreuungskreis $p\,q$. In diesem mischen sich alle Farben zu weiß. Nehmen wir an, daß das Auge so eingestellt sei, daß der erwähnte Zerstreuungskreis in die Netzhaut *(A B)*

Abb. 36.



fällt, dann erscheint der fixierte Punkt *(o)* weiß. Wird nun das erwähnte Kartenblatt (*K* in Abb. 35) so vor das Auge gebracht, daß die halbe Pupille verdeckt wird, so wird die eine Hälfte des Strahlenkegels abgeschnitten. In Abb. 36 sind die Folgen dargestellt. Der rote Strahl $a\,r$ gelangt nicht mehr zum Rande des Zerstreuungskreises $p\,q$, wohl aber der violette

Strahl $b\,v\,p$. Daher tritt der violette Saum V in Erscheinung. Der rote Saum R verdankt seine Entstehung dem Umstande, daß zu jener Stelle wohl die Strahlen $b\,q\,r$, nicht aber $a\,v\,q$ gelangen.

Betrachten wir einen weißen Punkt, der innerhalb der weißen Fläche (vgl. Abb. 34, S. 82) liegt, dann überdecken sich die Zerstreuungskreise aller benachbarten Punkte zu weiß, nur an der Grenze von weiß zu schwarz kommen die erwähnten Erscheinungen zum Vorschein.

Sehr schön läßt sich die Erscheinung der Chromasie des Auges auch erkennen, wenn man einen leuchtenden Punkt oder eine leuchtende Linie durch ein Kobaltglas betrachtet. Dieses läßt nur die äußersten Spektrallichter (rot und violett) hindurch. Ist das Auge auf das rote Licht eingestellt, dann sieht das Objekt rot mit violettem Saum aus, umgekehrt erscheint dieses violett mit roter Umrandung, wenn die Einstellung auf violettes Licht vorhanden ist.

Im allgemeinen kommt uns nicht zum Bewußtsein, daß Chromasie vorhanden ist. Einmal ist die Entfernung der Brennpunkte für die roten und violetten Strahlen und die Größe der Zerstreuungskreise gering, und dann wird sie schwächer, wenn das Auge auf die mittleren spektralen Lichter (gelb und grün) eingestellt ist.

Vergleichen wir das Auge als optisches Instrument mit einem von Menschenhand erbauten der Neuzeit, dann erkennen wir ohne weiteres die Überlegenheit des letzteren. Wir verlangen von einem guten, zusammengesetzten optischen Apparate: Lage aller Krümmungsmittelpunkte auf der gemeinsamen optischen Achse, sphärisch möglichst korrigierte Systeme (aplanatische Systeme) und Ausschaltung der chromatischen Aberration (Achromate bzw. Apochromate). Endlich sind Linsensysteme ausgedacht worden, genannt orthoskopische, bei denen der oben erwähnte Astigmatismus bei schiefem Lichteinfall eingeschränkt bis aufgehoben ist. In unserem Auge fehlt die Zentrierung der brechenden Flächen, es ist sowohl die sphärische als auch die chromatische Aberration vorhanden. Trotz alledem ist, wie die Erfahrung zeigt, das Sehen wenig beeinträchtigt.

Wir müssen uns nun noch der Frage zuwenden, wieviel von dem in das Auge einfallenden Lichte durch Reflexion verloren geht. Jede brechende Fläche wirkt zugleich als Spiegel. Daß davon die in unserem Auge vorhandenen brechenden Flächen keine Ausnahme machen, läßt sich leicht feststellen, indem man seitlich vom Auge, das geradeaus blickt, z. B. ein Kerzenlicht aufstellt. Man erkennt dann, indem man von der entgegengesetzten Seite aus seitlich beobachtet, daß Spiegelbildchen zu sehen sind [1]), und zwar erkennt man deren drei (vgl. Abb. 37) [2]). Zwei davon sind aufrecht, während das dritte umgekehrt ist. Am weitesten nach vorn befindet sich ein aufrechtes, lichtstarkes Bild (*a* in Abb. 37). Es wird von der vorderen Hornhautfläche [3]) entworfen. Dann folgt ein aufrechtes, größeres, lichtschwaches Bild *(b)*. Es gehört der vorderen Linsen-

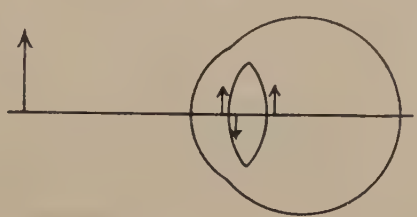
---

[1]) *J. E. Purkinje:* De examine physiologico organi visus et systematis cutanei. Vratislaviae. 1823. — *Sanson:* Leçons sur les maladies des yeux, publicées par Bardinot et Pigne. Paris 1837. — [2]) Entnommen: *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. S. 122. — [3]) Das hintere Hornhautbildchen ist nur unter besonderen Versuchsbedingungen zu erkennen. Vgl. *J. E. Purkinje:* l. c. — *M. Blix:* Oftalmometriska studier. Upsala 1880. — *M. Tscherning:* Arch. de physiol. (5). **3**. 96 (1891); Z. f. Psychol. und Physiol. der Sinnesorgane. **3**. 429 (1892).

fläche an. Endlich erkennt man weiter hinten ein umgekehrtes, kleines Spiegelbild *(c)*. Es wird von der hinteren Linsenfläche erzeugt. Für die Größe und Lage der genannten Spiegelbilder sind die verschiedenen Krümmungsradien der in Frage kommenden brechenden Flächen verantwortlich. Die am stärksten gekrümmte hintere Linsenfläche entwirft das kleinste Bild. Das größte gehört der im Vergleich zu den anderen beiden Flächen am wenigsten gewölbten vorderen Linsenfläche an. Die letztere und die Hornhautfläche wirken als Konvexspiegel und liefern virtuelle Bildchen, während die als Konkavspiegel wirkende hintere Linsenfläche ein reelles Bild hervorbringt. Bewegt man die Lichtquelle, dann zeigen die virtuellen Bildchen Bewegungen in der gleichen, das reelle Bild dagegen weist solche in entgegengesetzter Richtung auf. In Abb. 38 ist der Ort der einzelnen Spiegelbildchen widergegeben. ↑ vor der Linse bedeutet das Hornhautbildchen und ↑ hinter der Linse das Spiegelbildchen der vorderen Linsenfläche. ↓ ist der Ort des umgekehrten reellen Spiegelbildes entworfen von der als Konkavspiegel wirkenden hinteren Linsenfläche. Der Ort an dem die Spiegelbilder entworfen werden, läßt sich leicht feststellen. Es wird

Abb. 37.

Abb. 38.



Lage der Spiegelbildchen im Auge. (Nach *Heine*.)

nämlich der auf den Scheitelpunkt der spiegelnden Fläche fallende Strahl unter dem gleichen Winkel reflektiert, unter dem er die optische Achse trifft. Ferner wird der durch den Krümmungsmittelpunkt gehende Strahl in der Einfallsrichtung (d. h. zum Ausgangspunkt) reflektiert. Da, wo beide Strahlen sich schneiden, befindet sich das Spiegelbild.

Die genannten Spiegelbilder sind nach zwei Richtungen von großer Bedeutung geworden. *H. v. Helmholtz* [1]) ermittelte mit ihrer Hilfe die Krümmungsradien jener Flächen, die sie bedingen. Er bestimmte die Größe der Spiegelbildchen mittels des von ihm konstruierten Ophthalmometers. Sind Größe und Abstand des leuchtenden Objektes bekannt, und ist es relativ klein und relativ entfernt von der spiegelnden Fläche, dann gilt die Gleichung Objektgröße : Bildgröße = Objektabstand : $\frac{r}{2}$. Ferner gelang es mit ihrer Hilfe, den Vorgang der Einstellung des Auges auf verschiedene Entfernungen aufzuklären. Wir kommen hierauf noch eingehender zurück.

Der Verlust an Licht, der durch Reflexion an den erwähnten drei Flächen erfolgt, ist gering. Er beträgt etwa 2·6 % des gesamten in das Auge fallenden Lichtes [2]).

[1]) *H. v. Helmholtz:* Handbuch l. c. S. 6ff. — [2]) Vgl. *M. Tscherning:* Z. f. Psychol. und Physiol. d. Sinnesorgane. 3. 429 (1892).

Wir möchten nun noch gerne wissen, was aus dem in das Auge einfallenden Licht schließlich wird. Die Erfahrung hat uns gelehrt, daß in optischen Apparaten große Störungen durch reflektiertes Licht eintreten können. Infolgedessen schwärzen wir ihre Innenfläche — z. B. bei der Camera obscura — und vermeiden so die Entstehung von reflektiertem, zerstreutem Licht. Im Auge haben wir, wie wir in Vorlesung 3 mehrfach erwähnt haben, eine in ihrer Wirkung gleiche Einrichtung, nämlich das dunkle Pigment im Pigmentepithel. Es absorbiert Licht und schränkt zugleich den Einfall von solchem durch die Sklera sehr stark ein. Fehlt es, wie es bei den Albinos der Fall ist, bzw. ist es sehr stark vermindert, dann zeigt sich sofort seine große Bedeutung für das Sehen. Bei der erwähnten Anomalie in der Pigmentbildung ist nämlich das Sehen bei hellem Licht durch Blendung ganz erheblich beeinträchtigt. Einerseits fällt die Absorption des durch die Pupille einfallenden Lichtes größtenteils fort, und zugleich durchdringt solches die Sklera in größerem Ausmaße.

Für den Albino ist die stark verminderte bis aufgehobene Bildung bestimmter Farbstoffe charakteristisch. Die Haare sehen weiß aus, die Haut ist sehr pigmentarm, vor allem aber fallen die rot leuchtenden Pupillen auf. Da diese Erscheinung sofort in Wegfall kommt, wenn man die Sklera künstlich für Lichtstrahlen undurchgängig macht — man bringt z. B. ein Kartenblatt mit einer der Pupille entsprechenden Öffnung so vor das Auge, daß die Sklera abgedeckt ist, während durch das Sehloch Licht einfallen kann; es erscheint dann das Sehloch schwarz[1]) —, so kann einerseits die rot aufleuchtende Pupille der Albinos nicht darauf zurückzuführen sein, daß infolge Fehlens von Pigment das durch die Pupille einfallende Licht in großem Umfange reflektiert wird, und andererseits entspricht die „schwarze" Pupille des in normalem Umfange mit Pigment versehenen Auges nicht einer restlosen Absorption von in das Auge eintretendem Licht. Die rot leuchtende Pupille des Albinos rührt in der Hauptsache von reflektiertem Licht her, das diffus durch die nach innen nicht durch Pigment abgedichteten Augenschichten: Sklera, Chorioidea, Netzhaut in das Augeninnere einfällt. Die rote Farbe wird von der reich mit Blut versehenen Netzhaut hervorgerufen.

Daß stets ein Teil des in das Auge fallenden Lichtes vom Augengrunde aus diffus reflektiert wird und durch die Pupille dieses wieder verläßt, erhellt aus dem Umstand, daß unter geeigneten Bedingungen auch die Pupille des in normaler Weise mit Pigment ausgekleideten Auges rot aufleuchtet. Diese Feststellung ist von größter Bedeutung für die Ausarbeitung einer Methode geworden, die uns gestattet, den Augenhintergrund, d. h. insbesondere die Netzhaut zu betrachten. Beantworten wir zunächst die Frage, weshalb uns unter gewöhnlichen Verhältnissen das Sehloch schwarz erscheint. Es falle von einer Lichtquelle, auf die das Auge eingestellt ist, wobei von dem leuchtenden Objekt auf der Netzhaut ein scharfes Bild entsteht, Licht in dieses. Das von der Retina reflektierte Licht kehrt durch die Pupille zur Lichtquelle zurück, entsprechen sich doch, wie wir S. 70 gesehen haben, Objektpunkte und Bildpunkte in der Weise, daß erstere wiederum die Bildpunkte der letzteren darstellen. Stellen wir uns

[1]) *F. C. Donders:* Onderzoekingen gedaan in het physiol. Laborat. der Utrechtsche Hoogeschool. **6**. 153 (1854).

hinter die Lichtquelle, dann verhindert ihre Helligkeit, daß wir von der an und für sich geringen Menge reflektierten Lichtes etwas wahrnehmen können. Begeben wir uns zwischen sie und das zu beobachtende Auge, dann geraten wir mit unserem Kopfe in den Gang jener Lichtstrahlen, deren Rückkehr in unserem Auge ein Bild der Netzhaut des betreffenden Auges hervorbringen soll. Da aus dem erwähnten Grunde in der in Frage kommenden Richtung kein Licht in das von uns beobachtete Auge einfällt, kann auch kein solches zurückkehren. Das ist der Grund, weshalb uns das Sehloch schwarz erscheint. Ein Vergleich möge das eben Gesagte beleuchten. Wenn wir z. B. eine Lichtquelle in einiger Entfernung von einem Schlüsselloch so aufstellen, daß von ihr Lichtstrahlen durch dieses fallen, dann können wir uns ohne weiteres vom Einfall des Lichtes in den angrenzenden Raum überzeugen, indem wir ihn betreten, oder aber wir beobachten von demjenigen aus, in dem die Lichtquelle steht, das Schlüsselloch seitlich. Versuchen wir nunmehr durch das beleuchtete Schlüsselloch in den dahinter liegenden Raum zu blicken, indem wir unser Auge vor dieses bringen, dann erscheint uns alles dunkel — eben, weil unser Kopf den Lichteinfall durch das Schlüsselloch unmöglich macht.

Abb. 39.

Es mußte somit eine Versuchsanordnung ausfindig gemacht werden, die gestattet, daß einerseits von einer Lichtquelle aus Lichtstrahlen in das zu beobachtende Auge hineinfallen und andererseits das beobachtende Auge, ohne daß dabei der Strahlengang gestört wird, Lichtstrahlen auffangen kann, die aus dem ersteren Auge zurückkehren[1]). In Abb. 39 sind die erforderlichen Versuchsbedingungen angegeben und zugleich auch gezeigt, weshalb unter gewöhnlichen Verhältnissen der Versuch, durch Hineinsehen in das Auge durch die Pupille etwas wahrzunehmen, erfolglos sein muß. Betrachten wir zunächst den letzteren Fall. Von der Lichtquelle *O* falle Licht in das Auge *Y*. Es sei dieses auf *O* scharf eingestellt. Infolgedessen werden, da die von *O* in das Auge *Y* einfallenden Strahlen, soweit sie reflektiert werden, genau den gleichen Weg zurücklegen, auf dem sie in jenes eingefallen sind und somit wieder den Ausgangspunkt *O* erreichen, keine Strahlen in das Auge *X* des Beobachters gelangen. Anders liegen die Verhältnisse, wenn das Auge *Y* nicht auf das Objekt *O* eingestellt ist. Es blicke in die Ferne. Aus Gründen, die wir noch zu erörtern haben, vereinigen sich nunmehr die von *O* kommenden Strahlen hinter der Netzhaut in *B*. Diese durchschneidet den einfallenden Strahlenkegel (vgl. hierzu S. 80). Es entsteht auf ihr ein Zerstreuungskreis (Kreis wegen des runden

[1]) *W. Cumming:* Medico-chirurg. transact. **29**. 284 (1846). — *Brücke:* Arch. f. Anat. u. Physiol. 225, 479 (1847).

Sehloches) $a\,b$. Die von $a\,b$ durch den Kreuzungspunkt k der Richtungsstrahlen das Auge Y verlassenden Strahlen bilden den Lichtkegel $a_1\,k\,b_1$. Das durch den Schirm K abgedeckte Auge X des Beobachters empfängt, wie die Abb. 38 zeigt, etwas von dem reflektierten Licht (Strahlenbündel $k\,b_1$), infolgedessen leuchtet die Pupille des Auges Y rot auf, jedoch nur schwach, und zwar deshalb, weil, wie schon betont, nur ein Bruchteil des aus dem Auge Y reflektierten Lichtes in das Auge X einfällt.

Unter den erwähnten Bedingungen vermag man wohl ein kleines Gebiet des Augenhintergrundes, schwach beleuchtet und an und für sich unscharf, zu erblicken, jedoch ist es unmöglich Einzelheiten zu erkennen. Es galt den beschrittenen Weg weiter zu gehen und eine Versuchsanordnung zu schaffen, mittels derer ein scharfes, möglichst lichtstarkes Bild von der Netzhaut des zu beobachtenden Auges auf der Retina des beobachtenden Auges entsteht. Es ist ohne weiteres klar, daß diese Bedingung erfüllt wäre, wenn die Netzhaut des Beobachters Licht aussenden könnte, d. h. Lichtquelle wäre. Das ist nun nicht der Fall. Selten hat die Lösung einer scharf umschriebenen Einzelaufgabe auf dem Gebiete der Biologie so reiche Früchte gezeitigt, wie es hier der Fall gewesen ist, bedeutet doch die Schaffung einer Methode der Erkennung des Augenhintergrundes in vieler Beziehung die Wiege der Augenheilkunde und weit darüber hinaus die Ermöglichung der Beurteilung von Erscheinungen im Organismus, für die das Auge vielfach einen Spiegel darstellt. So kann uns das Aussehen der Gegend des Sehnervenaustrittes (Papille) über Druckverhältnisse im Schädelinnern unterrichten (vgl. hierzu die Beziehungen der Hüllen und der von ihnen eingeschlossenen Räume mit entsprechenden Gebilden der Schädelhöhle); ferner können uns Veränderungen in Blutgefäßen der Retina unter Umständen gleiche Erscheinungen in anderen Gefäßgebieten verraten. Es ist ferner bekannt, daß sich bestimmte Arten von Störungen in den Nierenfunktionen frühzeitig aus dem Bild der Retina erkennen lassen usw. Dazu kommt nun noch das Hauptgebiet, nämlich die Möglichkeit der Erkennung von Netzhautveränderungen, die im Zusammenhang mit Sehstörungen stehen. Ferner ist es geglückt, bestimmte Erscheinungen zur Feststellung des Refraktionsvermögens des Auges zu verwenden. Aus einfachsten Versuchsbedingungen, die der geniale *H. v. Helmholtz*[1]) unter Anwendung eines Spiegels in Form einer planparallelen Glasplatte bzw. eines Glas- oder Metallspiegels mit enger Öffnung[2]) im Jahre 1851 entworfen hat, ist der Augenspiegel, das Ophthalmoskop, geschaffen worden. Unentwegt wurde der von ihm gebahnte Weg weiter gegangen und in der Neuzeit vor allem durch *A. Gullstrand*[3]) in Gestalt des Prinzipes der linearen Beleuchtung und durch *Vogt*[4]), der unter Verwendung von rotfreiem Licht die Mitwirkung des an der Aderhaut reflektierten Lichtes ausschaltet und

[1]) *H. v. Helmholtz:* Beschreibung eines Augenspiegels zur Beobachtung der Netzhaut im lebenden Auge. Berlin 1851; *Vierordts* Arch. f. physiol. Heilkunde. **2**. 827 (1852). — [2]) *Th. Ruete:* Der Augenspiegel und das Optometer. Göttingen 1852. — Vgl. auch *A. Coccius:* Über die Anwendung des Augenspiegels nebst Angabe eines neuen Instrumentes. Leipzig 1853. — *W. Zehender:* Arch. f. Ophthal. **1**. 121 (1854). — [3]) *A. Gullstrand:* Arch. f. Ophthal. **62**. 27 (1905); Arch. f. Augenhkde. **68**. 103 (1911). — Vgl. auch *Leonhard Koeppe:* Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. V, Teil 6. 1 (1920). — [4]) *A. Vogt:* Vgl. Zitat S. 44; Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. **58**. 399 (1917); **60**. 49 (1918); **61**. 380 (1918); Arch. f. Ophthal. **99**. 296 (1919); **109**. 189 (1922). — Vgl. auch *L. Koeppe:* Arch. f. Ophthal. **97**. 346 (1918).

damit das von der farblosen Netzhaut zurückgeworfene unbeeinflußt zur Geltung bringt, Methoden geschaffen, die sich in rascher Folge in einer ungeahnten Bereicherung unserer Kenntnisse der normalen und pathologischen Struktur der Netzhaut ausgewirkt haben. Einen weiteren Triumph bedeutet die Ausgestaltung der ganzen Methodik zu einem ganz allgemein anwendbaren Prinzip der mikroskopischen Untersuchung aller am Auge beteiligten Gewebe. Wie so ganz anders erschauen wir nunmehr den kunstvollen Bau der Hornhaut, der Linse usw., seitdem wir lebendes, an Ort und Stelle befindliches Gewebe inmitten seiner Funktionen betrachten und Veränderungen, Entzündungsvorgängen usw. unmittelbar von ihrem Beginn an bis zu den letzten Auswirkungen folgen können, als zu einer Zeit, in der wir totes, gehärtetes und vielfach unter den angewandten Methoden, insbesondere auch der Färbung, künstlich verändertes Gewebe vor uns hatten! Besonders wertvoll ist auch die Möglichkeit der photographischen Wiedergabe[1]) des Augenhintergrundes!

Der Augenhintergrund wird entweder im aufrechten oder umgekehrten Bild betrachtet. Im ersteren Falle liegen die Verhältnisse dann besonders einfach, wenn das beobachtende und das beobachtete Auge den gleichen Brechungszustand aufweisen. Wir wollen annehmen, beide Augen seien so eingestellt, daß parallel in sie einfallende Strahlen in der Netzhaut zusammengebrochen werden, bzw. von dieser kommende Strahlen aus dem Auge parallel austreten. In Abb. 40, S. 90 ist dieser Fall in einfachster Form dargestellt, d. h. unter Weglassung der uns hier nicht weiter interessierenden Strahlen, wie z. B. derjenigen, die bei der Rückkehr aus dem Auge von der Spiegelfläche (Glasplatte) zur Lichtquelle zurückgeworfen werden. Von der Lichtquelle x fallen Lichtstrahlen auf den Spiegel $S\,S$. Sie werden von hier in das Auge B reflektiert. Die Lichtquelle wird auf der Netzhaut in Gestalt von Zerstreuungskreisen unscharf abgebildet. Die punktierten Linien zeigen den Gang der vom Spiegel nach dem Auge geworfenen Strahlen an. Sie vereinigen sich in y hinter der Netzhaut. Diese schneidet den Strahlenkegel. Von ihr zurückkehrendes Licht, z. B. von Punkt b, wird unter der oben gegebenen Voraussetzung das Auge in Gestalt paralleler Strahlen verlassen ($c\,d$ und $c'\,d'$). Sie treffen auf die Spiegelfläche. Durch sie hindurchgehende Strahlen gelangen in das Auge des Beobachters. In diesem werden die parallel einfallenden Strahlen auf der Netzhaut vereinigt. Punkt b des Auges B hat in a des Auges A sein aufrechtes, virtuelles Bild.

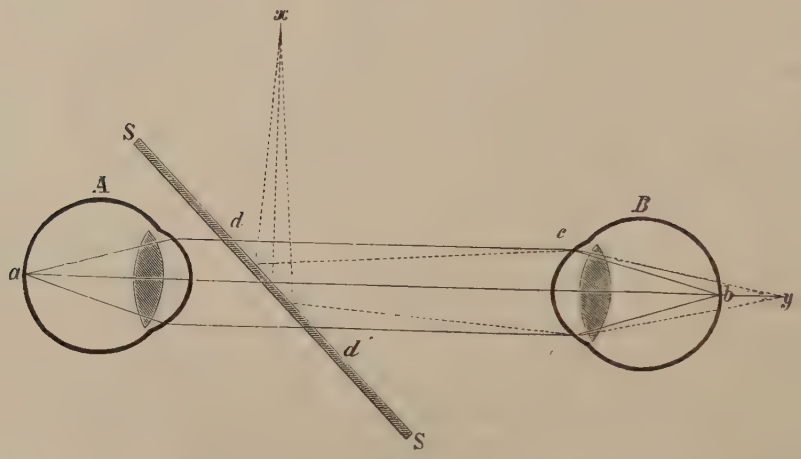
Bringt man in den Gang jener Strahlen, die, von der beleuchteten Netzhaut kommend, aus dem zu beobachtenden Auge austreten, eine Konvexlinse ($d\,d'$), dann werden diese in e zur Vereinigung gebracht. An dieser Stelle entsteht ein umgekehrtes, reelles Bild, auf das der Beobachter A sein Auge einstellt. Vgl. hierzu Abb. 41.

Wir haben in der Tatsache, daß das ins Auge einfallende Licht zum Teil von der Netzhaut reflektiert wird und ferner, wenn auch in geringfügiger Menge, eine Reflexion von anderen Augenmedien aus erfolgt, die Möglichkeit von Störungen des scharfen Sehens. Die Erfahrung

[1]) *Fr. Dimmer:* Die Photographie des Augenhintergrundes. Bergmann, Wiesbaden 1907. — *W. Thorner:* Die Theorie des Augenspiegels und die Photographie des Augenhintergrundes. Berlin 1903. — *H. Wolff:* Zur Photographie des menschlichen Augenhintergrundes. Arch. f. Augenheilkde. **59**. 115 (1908).

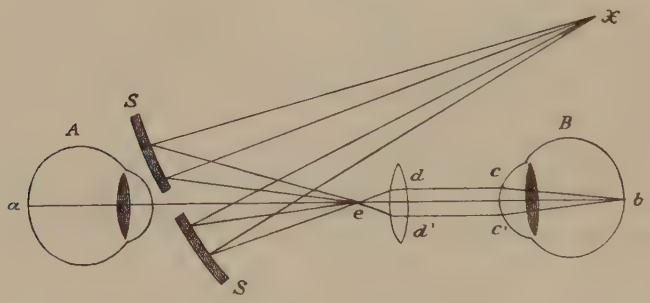
lehrt, daß solche praktisch nicht in Frage kommen. Ebensowenig stört der Umstand, daß manche beim Strahlendurchgang in Betracht kommende Medien nichts weniger als homogen sind. Der Hornhaut lagern nicht selten Schleimklümpchen, Staubteilchen auf. Sie selbst besteht aus Zellen verschiedener Art und sonstigen Gewebsinhaltsstoffen (Lymphe, Leukozyten usw.). Daß die Linse aus Schichten besteht und

Abb. 40.



leicht sichtbar zu machende Diskontinuitäten aufweist, haben wir S. 72 kennen gelernt (vgl. Abb. 24). Schließlich ist auch der Glaskörper nicht homogen. Fällt gleichmäßig Licht durch die Pupille, dann kommt es zu keinen besonderen Erscheinungen, wie z. B. Bildung von Schatten. Sie lassen sich jedoch unter besonderen Bedingungen hervorrufen. Wir werden aus

Abb. 41.



Anlaß der Beantwortung der Frage, welche Anteile der Netzhaut für die Reizaufnahme in Betracht kommen, auf solche Versuchsanordnungen eingehen. Hier sei nur erwähnt, daß man alle die erwähnten Inhomogenitäten sichtbar machen kann, und zwar subjektiv, d. h. im eigenen Auge, wenn man in den vorderen Brennpunkt des Auges eine punktförmige Lichtquelle bringt. Am einfachsten wird ein mit einer feinen Öffnung *o* versehener

dunkler Schirm in einem Abstand vom Auge angebracht, der der vorderen Brennweite entspricht. *o* wird erleuchtet (z. B. indem man mittels einer Sammellinse Licht nach *o* konzentriert). Es verlaufen die von *o* ausgehenden, auf das Auge auftreffenden Strahlen in diesem parallel weiter und erzeugen von einer inhomogenen Stelle, auf die sie fallen, einen Kernschatten auf der Netzhaut (in Abb. 42 ist dargestellt, wie von dem Körperchen *a* in *b* auf der Netzhaut ein Schatten entworfen wird). Diesen können wir wahrnehmen. Man spricht von **entoptischen Wahrnehmungen**[1]). Liegt der leuchtende Punkt übrigens dem Auge näher als der vordere Brennpunkt, dann entwerfen die Augenmedien von einem Objektpunkt *a* ein vor dem Auge liegendes Bild α (vgl. Abb. 43)[2]).

Abb. 42.

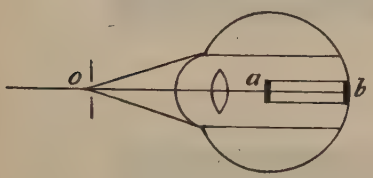
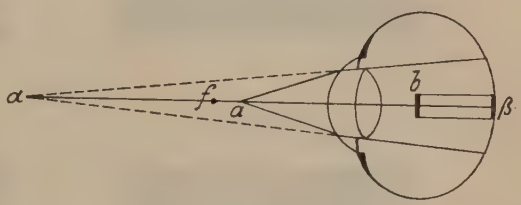
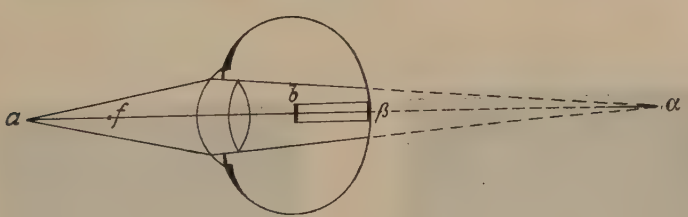


Abb. 43.



Die Strahlen durchdringen den Glaskörper in Richtungen, die von α aus divergieren. Es hat dies zur Folge, daß von einem im Glaskörper befindlichen dunklen Körper *b* auf der Netzhaut ein Schatten entworfen wird, der größer als *b* ist. Das Umgekehrte ist dann der Fall, wenn der leuchtende Körper vom Auge entfernter liegt als der vordere Brennpunkt. Wie Abb. 44[2]) zeigt, fällt das Bild von *a* hinter das Auge nach α. Die Strahlen konvergieren im Glaskörper nach α hin. Es ist der Schatten β von *b*

Abb. 44.



kleiner als dieses. Diese Feststellungen lassen es verständlich erscheinen, weshalb entoptisch sichtbar gewordene Gegenstände sich scheinbar vergrößern, wenn wir den leuchtenden Punkt dem Auge nähern und sich umgekehrt verkleinern, wenn er von diesem entfernt wird.

Man erkennt unter den S. 90 erwähnten Versuchsbedingungen einen großen Zerstreuungskreis der Pupille. Beschatten oder beleuchten wir das andere Auge, dann können wir, da die Iris beider Augen dieselben Bewegungen ausführt, und diese von der ins Auge fallenden Lichtmenge be-

[1]) Vgl. über die Geschichte der Entdeckung entoptischer Erscheinungen und eine Fülle von Beobachtungen: *E. Lampis:* Arch. di ottalmol. **30**. 330, 364, 402, 461, 530, 585 (1923). — [2]) Entnommen: *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **1**. 175, 176.

Abb. 45.

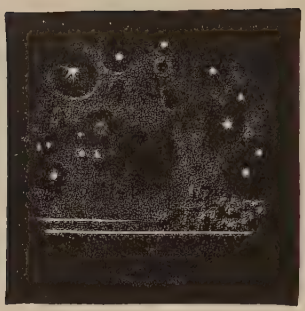


Abb. 46.

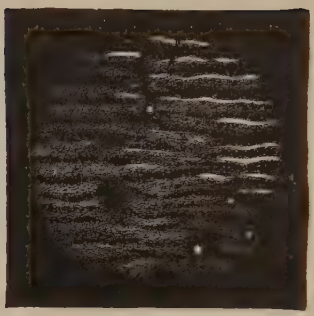


Abb. 47.

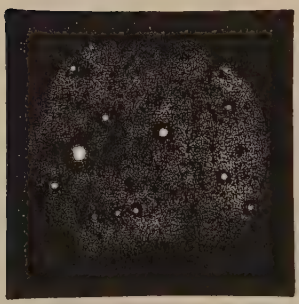


Abb. 48.

Abb. 49.

Abb. 50.

Abb. 51.

einflußt werden, „entoptisch“ die Veränderungen der Weite des Sehloches verfolgen. Von der Hornhaut aus können wir streifige, wolkige und tropfenartige Schatten erkennen (vgl. Abb. 45)[1]. Wird die Hornhaut unter dem geschlossenen Lid gerieben und gedrückt, dann zeigen sich Falten, die runzelige Schatten bewirken (vgl. Abb. 46)[1]. Die Linse liefert perlartige, helle und dunkle Flecken (vgl. Abb. 47 u. 48)[1], ferner helle und dunkle Streifen (vgl. Abb. 49 u. 50)[1] in Gestalt sternförmiger Figuren (Andeutungen des strahligen Baues der Linse). Von Gebilden des Glaskörpers aus entworfene Schatten sind unter dem Namen Mouches volantes (sog. fliegende Mücken) bekannt. Es handelt sich dabei um undurchsichtige Teilchen des Glaskörpers. Die von ihnen entworfenen Schatten machen sich in Gestalt von Perlschnüren, Gruppen von feinen Kügelchen, vereinzelten Kreisen mit hellem Zentrum usw. geltend (vgl. hierzu Abb. 51 u. 52)[2].

Abb. 52.

[1]) Entnommen: *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **1**. 178, 179. — [2]) Entnommen: *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **1**. 180.

Vorlesung 5.

Lichtsinn und Lichtempfindung.

(Fortsetzung.)

Vorrichtungen zur Regulierung des Lichteinfalls (Funktionen der Iris) und zur Einstellung des Auges auf Gegenstände verschiedener Entfernung vom Auge (Akkommodation). Refraktion des Auges. Ametropien.

Das, was wir bisher von Einrichtungen des Auges kennen gelernt haben, sind Anteile des Sehorganes, die sich, soweit wir ihre Funktionen bis jetzt betrachtet haben, insofern passiv verhalten, als ihre besonderen physikalischen Eigenschaften es sind, die ihre Leistungen vermitteln, und diese daher sowohl im lebenden als im toten Auge zum Ausdruck kommen, sofern jene noch gewährleistet sind. Mit den Lebensvorgängen der am Strahlengang beteiligten Gewebe hat dieser als solcher nichts zu tun, wohl aber spielen diese indirekt eine hochbedeutsame Rolle, indem sie die Durchsichtigkeit der in Frage kommenden Gebilde bedingen und für die Aufrechterhaltung der übrigen physikalischen Eigenschaften, z. B. durch Innehaltung eines bestimmten intraokularen Druckes, sorgen. Dazu sind Stoffwechselvorgänge notwendig, und diese setzen Zufuhr von Nahrungsstoffen und Fortleitung von Stoffwechselprodukten voraus. Sobald die Blutzufuhr zum Auge gestört bzw. unterbrochen ist, zeigen sich sehr bald Störungen. Besonders empfindlich ist in dieser Hinsicht die Netzhaut. Aber auch die anderen Anteile des Auges erleiden in mehr oder weniger langer Zeit Veränderungen, welche die Abbildung eines Gegenstandes auf der Netzhaut verunmöglichen. Es treten Trübungen in den durchsichtigen Medien ein. Ist somit der bis jetzt von uns betrachtete Anteil des Auges als der Netzhaut vorgelagerter dioptrischer Apparat zu betrachten, und vermögen wir alle seine Leistungen von genau denselben Gesichtspunkten aus zu erkennen, wie wenn wir einen entsprechenden aus anderen Materialien mit den gleichen Eigenschaften erbauten optischen Apparat vor uns haben würden, so dürfen wir darüber nie vergessen, daß unausgesetzt Stoffwechselvorgänge — zum Teil allerdings beschränkter Natur (Linse) — im Gange sind, die dafür sorgen, daß die einzelnen in Frage kommenden Gewebe ihre besonderen Eigenschaften beibehalten.

Beim Sehakt verhält sich nun das Auge nicht passiv. Abgesehen davon, daß es als Ganzes seine Richtung verändern kann, wobei unsere beiden Augen in fein eingestellter Weise zusammenarbeiten, bemerken wir,

daß in seinem Inneren Vorgänge ausgelöst werden, die von allergrößter Bedeutung für das scharfe Erkennen von Objekten sind. Es sind zwei Prozesse, die unser Interesse fesseln. Einmal eine Einrichtung, die den Lichteinfall in das Auge regelt. Diese Funktion erfüllt die Iris; und dann zeigt die Erfahrung, daß wir Gegenstände, die weit vom Auge entfernt sind, scharf erkennen können und auch solche, die ihm genähert sind. Wir haben die letztere Eigenschaft des dioptrischen Apparates wiederholt erwähnt und zunächst, ohne uns um den Mechanismus des ganzen Vorganges zu kümmern, einfach von einer Einstellung des Auges auf Objekte verschiedener Entfernung von ihm gesprochen. Wir wollen uns nun den genannten beiden Leistungen bestimmter Anteile des Auges zuwenden.

Beginnen wir mit der Funktion der Iris und ihrer Bedeutung. Sie vertritt im dioptrischen Apparat des Auges die Stelle einer Blende, wie wir sie bei verschiedenen Instrumenten, insbesondere auch beim Mikroskop, verwenden, um die Belichtung eines zu beobachtenden Objektes unterschiedlich zu gestalten. Wir haben S. 91 erwähnt, daß die Umrandung der Pupille, des Sehloches, von seiten der Iris entoptisch sichtbar gemacht werden kann. Wir erfuhren, daß die Weite des Sehloches beeinflußbar ist, und zwar in erster Linie durch den Lichteinfall. Man kann nun den ganzen Vorgang einfacher als an sich an einer anderen Person (natürlich auch bei Tieren, soweit bei ihnen die gleiche Vorrichtung vorhanden ist) verfolgen. Man kann z. B. ein Auge mit der Hand verdecken und dann diese plötzlich wegziehen. Man bemerkt, daß die Pupille sogleich enger wird. Es ist dies besonders ausgesprochen dann der Fall, wenn große Helligkeit herrscht. Wir können jedoch auch so vorgehen, daß wir das eine Auge abwechselnd beschatten und es einem stärkeren Lichteinfall aussetzen und zugleich feststellen, wie sich die Pupille des anderen Auges verhält. Wir erkennen, obwohl dieses während des Versuches gleichmäßig belichtet bleibt, wie jede Änderung des Lichteinfalles in das andere Auge an seiner Pupillenweite offenbar wird. Es rührt dies daher, daß die Iris beider Augen in der Regel stets den gleichen Funktionszustand zeigt[1]). Man nennt den ganzen Vorgang Pupillenreaktion und spricht insbesondere in bezug auf die gemeinsame Einstellung der Iris beider Augen von einer konsensuellen Pupillenreaktion[2]).

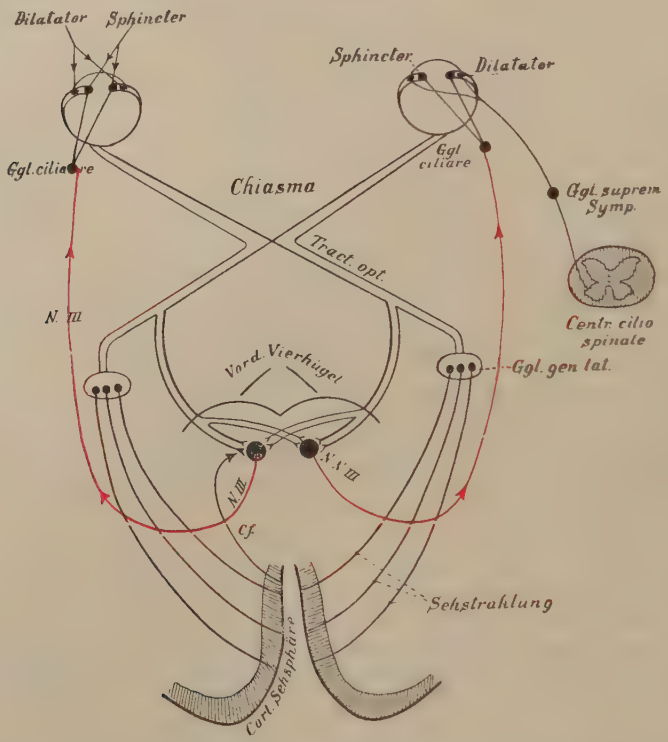
Die Veränderung in der Ausbreitung der Iris und die dadurch bedingte Veränderung der Weite der Pupille erfolgt unter Muskelwirkung. Wir haben S. 44 erfahren, daß in der Iris glatte Muskulatur eingelagert ist, und zwar haben wir einen vom N. oculomotorius bzw. Parasympathikus innervierten Sphinkter und einen vom N. sympathicus versorgten Dilatator[3]). Wir haben seinerzeit bei

---

[1]) Es ist beobachtet worden, daß dann, wenn ein Auge verdunkelt ist und in das andere Licht einfällt, die Pupille des belichteten Auges etwas enger ist, als diejenige des ersteren Auges. Vgl. hierzu *Piper* und *Abelsdorff:* A. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 495 (1905). — Vgl. auch *A. Pick:* Neurol. Zbl. **19**. 930 (1900). — [2]) Bei Seitenwendung des Blickes ist Ungleichheit der Pupillen beider Augen und „Entrundung" beobachtet worden. Man nennt diesen Zustand Anisokorie. Vgl. dazu *L. Chenet* und *A. Noyer:* Arch. d'ophthal. **38**. 336 (1921). — *C. Behr:* Klin. Monatsbl. f. Augenhlk. **67**. 369 (1921). Die Lehre von den Pupillenbewegungen. Julius Springer, Berlin 1924. — *A. Bielschowsky:* Ebenda. **68**. 36 (1922). — [3]) Das Vorhandensein eines Dilatators wurde zuerst an Hand von Reizversuchen (vgl. *J. N. Langley* und *H. K. Anderson:* J. of physiol.

der Besprechung der genannten Nervensysteme[1]) den Verlauf der beiden Bahnen und ihre Zentren beschrieben und wollen an dieser Stelle nur erwähnen, daß Reizung des N. oculomotorius Verengerung und diejenige des N. sympathicus Erweiterung der Pupille verursacht. Ferner ist festgestellt, daß die erwähnte Muskulatur unausgesetzt unter dem Einfluß der zugehörigen Nerven steht. Man spricht von einer tonischen Innervation. Man erkennt das daran, daß nach Aufhebung der parasympathischen Innervation (Durchschneidung des N. oculomotorius) die Pupille

Abb. 53.



Schema der Pupillenreflexe.

Cf. = vermutete zentrifugale Bahn von der Großhirnrinde zum Sphincterenzentrum. *Ggl. gen. lat.* = Ganglion geniculatum laterale. *N. N. III* = Nucleus N. oculomot. *N. III* = Nervus oculomotorius.

weiter wird. Wird der N. sympathicus ausgeschaltet, dann erfolgt Verengerung. Wichtig ist, daß nach Durchtrennung des N. opticus die Ausschaltung des N. oculomotorius nicht mehr zur Erweiterung des Sehloches führt[2]), ohne Zweifel deshalb nicht, weil schon zuvor der zuletzt genannte Nerv ohne Einfluß auf den Sphincter iridis war. Damit haben wir schon angedeutet, daß die Pupillenreaktion einen Reflexvor-

13. 554 (1892) erschlossen und erst später anatomisch sichergestellt. Vgl. z. B. *K. Grunert:* Arch. f. Augenhlk. **36**. 319 (1898). — *E. Heese: Pflügers* Arch. **52**. 535 (1892). — [1]) Physiologie II, Vorlesung 20. — [2]) *Knoll: Eckhards* Beitr. z. Anat. u. Physiol. **4**. 109 (1869). — Vgl. auch *J. Byrne:* Americ. j. of physiol. **61**. 369 (1922).

gang darstellt. In der Tat gehört zur Funktion der Irismuskulatur die Einwirkung einer Erregung. Die in das Auge einfallenden Lichtstrahlen bewirken, wie wir wiederholt erwähnt haben, die Auslösung einer solchen. Sie wird in Fasern des N. opticus weiter geleitet. Es erfolgt Übertragung auf die in Frage kommenden Zentren und Umschaltung auf die entsprechenden motorischen Bahnen — Sympathikus und Parasympathikus.

Betrachten wir zunächst die in Frage kommenden Reflexbahnen. Es gelangt die Erregung von der Retina aus auf dem Wege des N. opticus zum Chiasma und von da zum Tractus opticus. Vor dessen Eintritt in die sog. primären Sehzentren, die wir noch kennen lernen werden, biegt die in Frage kommende Bahn zu den vorderen Vierhügeln ab[1]). Von hier aus verlaufen Fasern zu den *Edinger-Westphal*schen kleinzelligen Lateralkernen des N. oculomotorius-Gebietes[2]). Hier erfolgt die Überleitung auf das motorische Gebiet. Dem N. oculomotorius angeschlossene Bahnen treten in Beziehung zum Ganglion ciliare. Hier splittern sie sich um Ganglienzellen auf. Es beginnt die postganglionäre Bahn. Sie endet im Sphincter iridis. Da nun die Sphinkteren beider Augen, wie wir schon erfahren haben, eine funktionelle Einheit darstellen, muß eine Einrichtung getroffen sein, die es ermöglicht, daß eine Erregung, die die Netzhaut der einen Seite trifft, der parasympathischen Okulomotoriusbahn der anderen Seite übermittelt wird. Diese Übertragung erfolgt offenbar im Gebiet der *Edinger-Westphal*schen kleinzelligen Lateralkerne[3]). Die beiderseitigen Kerngruppen sind wechselseitig mit einander verbunden. In Abb. 53[4]) sind die geschilderten Verhältnisse schematisch wiedergegeben. Es sind zur Zeit noch nicht alle Einzelheiten über die dem Pupillenreflex dienenden Bahnen bekannt. Es ist mit der Möglichkeit gerechnet worden, daß es in der Netzhaut besondere Stellen gebe, die den Reiz zur Auslösung des genannten Reflexes aufnehmen. Ferner sollen besondere Bahnen die Erregung (Pupillenfasern) zentralwärts leiten[5]).

Während als sicher festgestellt angesehen werden darf, daß die Reaktion der Iris auf Lichtreize im allgemeinen auf der erwähnten Bahn vermittelt wird und somit dem Sphincter iridis die Hauptrolle dabei zufällt, so sind unsere Kentnisse über die Funktionen des M. dilatator iridis mit Einschluß der zugehörigen Reflexbahn in mancher Beziehung noch recht lückenhaft. Wir wissen, daß die Pupille nicht nur dann in ihrer

---

[1]) Vgl. hierzu die grundlegende Arbeit von *J. P. Karplus* und *A. Kreidl: Pflügers* Arch. **149**. 115 (1913); hier findet sich weitere Literatur. — [2]) Vgl. *L. Edinger:* Arch. f. Psychiatrie. **16** (1885). Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane. F. C. W. Vogel, Leipzig 1911. — *C. Bach:* Zbl. f. Nervenheilk. u. Psychiatrie. 1906. — *B. Brouwer:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **40**. 152 (1918). Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — Vgl. auch *A. Grünstein* und *O. Georgieff:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **94**. 483 (1925). — [3]) Nach Durchtrennung des Chiasmas in der Medianebene bleibt die konsensuelle Reaktion der Iris bestehen. Vgl. *Bernheimer:* Sitzungsber. d. Akad. in Wien. **107** (1898). Daraus kann geschlossen werden, daß, falls im Chiasma sog. Pupillenfasern eine Kreuzung erfahren, außerdem noch an anderer Stelle ein Übergang der Erregung von einer Seite zur anderen gewährleistet sein muß. Auch Beobachtungen, die nach entsprechenden Veränderungen am Chiasma im Gefolge von Erkrankungen gemacht worden sind, sprechen im gleichen Sinne. — [4]) Entnommen: *Hans Curschmann* und *Franz Kramer:* Lehrbuch d. Nervenkrankh. 2. Aufl. J. Springer, Berlin 1925. — [5]) Vgl. zu diesem Probleme: *C. v. Hess:* Med. Klinik. **18**. 1214 (1922). — *A. Noll: Pflügers* Arch. **196**. 621 (1922).

Weite Veränderungen unterliegt, wenn Lichtreize auf die Netzhaut einwirken, vielmehr haben andere Reizarten und andere sensible Bahnen als der N. opticus den gleichen Erfolg, ja, man kann ganz allgemein zum Ausdruck bringen, daß wohl von allen Sinnesorganen aus ein Einfluß auf die Pupillenweite möglich ist. Vor allen Dingen ist Erweiterung des Sehloches bei starken Schmerzen festgestellt, aber auch bei Erregungen im Gebiete des Tastsinnes, der Nerven der Geschlechtsorgane usw. ist der gleiche Vorgang beobachtet worden. Von besonderem Interesse ist der Befund, daß auch psychische Einflüsse auf die Iris möglich sind. So beobachtet man Pupillenerweiterung bei Schreck. Sehr interessant sind Beobachtungen der folgenden Art. Bei lebhafter Vorstellung von Dunkelheit bzw. großer Helligkeit erfolgt bei manchen Individuen eine entsprechende Pupillenreaktion [1]). Ich hatte selbst Gelegenheit, einen solchen Fall zu beobachten. Allerdings war die Versuchsperson der Meinung, daß es ihr möglich sei, die Iris willkürlich zu innervieren. In Wirklichkeit stellte sie sich beim Auftrag, die Pupille zu erweitern, lebhaft große Dunkelheit vor. Umgekehrt gelang ihr Pupillenverengerung nur, wenn zuvor in lebhaftester Weise an große Helligkeit gedacht wurde. Übrigens war die Pupillenerweiterung unzweifelhaft viel leichter auslösbar, als die Verengerung, die nicht immer zustande kam.

Ganz besonders bedeutungsvoll ist ferner, daß vom Blute aus ein Einfluß auf die Weite der Pupillen ausgeübt werden kann. So erweitern sich die Pupillen beim Beginn der Erstickung (bei Dyspnoe). Im Stadium der Asphyxie geht die starke Pupillenerweiterung wieder zurück. Wir haben ferner seinerzeit berichtet, daß an Hand der Pupillenerweiterung bei starken Muskelanstrengungen der Nachweis der Inkretion von Adrenalin durch die Nebennieren erbracht worden ist. Wir erfuhren, daß sich dann, wenn das obere Halsganglion ausgeschaltet ist, die erwähnte Reaktion ganz besonders leicht auslösen läßt [2]). Schließlich sei noch erwähnt, daß Beobachtungen vorliegen, wonach nicht nur, was schon lange bekannt ist, die Iris von niederen Tieren durch Licht und auch andere Reize direkt erregbar ist, sondern auch diejenige der Säugetiere [3]). Die aus dem Auge entfernte Iris zeigt rhythmische, automatische Bewegungen [4]).

Wir haben seinerzeit die in Frage kommenden Zentren, von denen aus Einfluß auf den M. dilatator iridis mittels Sympathikusbahnen gewonnen wird, und die dazu gehörigen Nerven kurz besprochen. Wir haben zwei Zentren kennen gelernt, die in Beziehung zum Dilatator iridis stehen. Das

---

[1]) Vgl. hierzu *Haab:* Festschrift z. Feier des 50jähr. Doktorjub. *Nägelis u. Köllikers.* Zürich 1891. — *J. Piltz:* Neurol. Zbl. **18**. 496, 722 (1899); **19**. 837 (1900). — *Bloch:* Deutsche med. Wschr. 1777 (1907). — *S. Goldflam:* Klin. Monatsbl. f. Augenhkd. **69**. 407 (1922). — [2]) Vgl. Physiologie I, S. 269 ff. Hier findet sich die Literatur. — [3]) Vgl. *E. Steinach:* Zentralbl. f. Physiol. **1**. 105 (1887); *Pflügers* Arch. **47**. 289 (1890); **52**. 495 (1892). — *E. Guth: Pflügers* Arch. **85**. 119 (1901). — Ferner *O. Grosser Pflügers* Arch. **112**. 302 (1906). — *E. Hertel:* Arch. f. Ophth. **65**. 106 (1907). — *N. Blatt:* A. f. Ophthal. **114**. 47 (1924). — *Emil Abderhalden: Pflügers* Arch. **207**. 129 (1925). — Bestritten von *H. Murase: Pflügers* Arch. **197**. 261 (1922). — Vgl. auch die interessante Aufklärung der allerdings sehr trägen Pupillenreaktion bei Kaninchen, denen der N. opticus durchschnitten ist. Angenommen war eine rätselhafte Lichteinwirkung, in Wirklichkeit spielt Lichteinfall oder -ausschluß keine Rolle, vielmehr handelt es sich um einen Reflex, der durch das Anfassen der Tiere (insbesondere an den Wurzeln der Ohren) ausgelöst wird. *L. Schreiber:* Arch. f. Ophthal. **61**. 570 (1905). — [4]) Vgl. *J. ten Cate:* Arch. néerl. de physiol. **6**. 258 (1921).

eine, übergeordnete, liegt im Zwischenhirn[1]) und das andere an der Grenze von Hals- und Brustmark, und zwar im Seitenhorn des 8. Zervikal- und 1. Dorsalsegmentes. Das letztere wird als Centrum cilio-spinale bezeichnet. Von ihm aus gehen Fasern durch die vorderen Wurzeln des 7. und 8. Hals- und der ersten beiden Brustnerven nach dem ersten Thorakalganglion und ziehen durch den vorderen Schenkel der Ansa Vieussenii zum unteren Halsganglion. Von diesem aus verläuft die Bahn zu Ganglienzellen des oberen Zervikalganglions und dann weiter zum Ganglion Gasseri. Von ihm aus ziehen die in Frage stehenden Bahnen im ersten Ast des N. trigeminus weiter, um dann mit den Nn. ciliares longi zum M. dilatator zu gelangen. Außerdem wird der glattmuskelige Anteil des Levator palpebrae (genannt M. tarsalis superior) und der M. orbitalis (genannt *Müller*scher Muskel) von den genannten Nervenbahnen aus innerviert. Sind die erwähnten Beziehungen zwischen Centrum cilio-spinale und den zugehörigen Muskeln gestört, dann kommt es zu folgenden Erscheinungen: paralytische Miosis (Pupillenverengerung), Lidspaltenverengerung (genannt sympathische Ptosis) und zu einem Zurücksinken des Bulbus in die Orbita (Enophthalmus)[2]).

Wir haben schon oben bemerkt, daß die Funktion des M. dilatator iridis nicht so leicht abzugrenzen ist, wie diejenige des Sphinkters. Zunächst müssen wir offen bekennen, daß, so klar die Bedeutung der Einstellung der Iris auf die Quantität des Lichteinfalles zutage liegt, so unverständlich die oben geschilderte Reaktion der Pupille bzw. der Iris auf „Blutreize", auf Reizung von anderen Sinnesorganen und auf psychische Einflüsse ist. Es liegt hier eine Verkoppelung von Systemen mannigfaltiger Art vor, bei deren Betätigung unter anderem auch die Iris in gewissem Sinne als Erfolgsorgan Kenntnis von Vorgängen gibt, die wir zum Teil sonst gar nicht zu erkennen vermöchten[3]). Handelt es sich nun um ein Ausstrahlen von Erregungen über das gesamte Sympathikusgebiet, soweit nicht Hemmungen ein solches abriegeln, oder liegt ein tieferer Sinn in der Weiterleitung von Erregungen, die auf so verschiedenartige Weisen und so mannigfaltigen Bahnen den in Frage kommenden Zentren zugeleitet werden? Unwillkürlich drängt sich uns ein Vergleich mit allen jenen Zentren des sympathischen und parasympathischen Gebietes auf, mit denen wir uns bei verschiedenen Gelegenheiten beschäftigt haben. Wir erfuhren, daß z. B. jenes Zentrum, das die Sekretion der Speicheldrüsen überwacht, von allen möglichen Sinnesnerven aus in Erregung versetzt werden kann, und ferner auch vom Großhirn aus eine Beeinflussung möglich ist (es sei an den Einfluß der Vorstellung von Speisen, auf die wir Appetit haben, auf den Speichelfluß erinnert)[4]). Ebenso haben wir beim Centrum cilio-spinale Einflüsse von seiten zahlreicher zerebrospinaler Nervenbahnen und vom Großhirn. Schließlich kommt noch eine Beeinflussung von Seiten der Blutzusammensetzung hinzu. Endlich sei noch angefügt, daß vom Labyrinth aus reflektorische Pupillenerweiterung erfolgt[5]).

[1]) *J. P. Karplus* und *A. Kreidl: Pflügers* Arch. **129**. 138 (1909); **135**. 401 (1910); **143**. 119 (1911); **171**. 192 (1918). — Vgl. auch Physiologie II, S. 496. — [2]) Der ganze Symptomenkomplex ist der *Horner*sche bzw. der *Claude Bernard*sche genannt worden. — [3]) Am naheliegendsten ist es, an phylogenetisch festgelegte Reaktionsmechanismen zu denken. — [4]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 4. — [5]) Vgl. *K. Udvarhelyi:* Zbl. f. Ohrenheilkunde. **18**. 233 (1921). — *E. Wodak:* Monatsschr. f. Ohrenheilkunde und Laryngo-Rhinol. **55**. 582 (1921).

Nicht nur die Erfassung der Bedeutung der aus den genannten Ursachen vor sich gehenden Pupillenreaktion bereitet uns Schwierigkeiten, sondern auch die Feststellung des Mechanismus, der im einzelnen Fall einer bestimmten Einstellung der Iris zugrunde liegt. Die Verhältnisse liegen nicht so, daß eine Verengerung der Pupille eine Kontraktion des Sphinkters und eine Erweiterung eine solche des Dilatators bedeutet. Wir haben schon früher bei der Besprechung der Einwirkung bestimmter Produkte auf sympathische und parasympathische Bahnen hervorgehoben, daß die gleiche äußere Wirkung einerseits durch Reizung des einen Muskels und andererseits durch Lähmung des Antagonisten erzielt werden kann. So zeigt sich nach Einwirkung von Atropin Pupillenerweiterung, bedingt durch Lähmung der Nn. ciliares breves (parasympathische Fasern). Adrenalin bedingt den gleichen Zustand, jedoch unter Reizung der Endigungen des N. sympathicus. Im ersten Falle wird der Sphinkter ausgeschaltet. Es verbleibt die Wirkung des tonisch innervierten Dilatators, der keine Gegenwirkung mehr vor sich hat. Im zweiten Fall ist die Erweiterung der Pupille durch Reizung des M. dilatator bedingt. Man nennt Stoffe, die erweiternd auf die Pupille wirken, Mydriatika und im Gegensatz dazu, diejenigen, die das Sehloch verkleinern, Miotika. Zu den letzteren gehören z. B. Physostigmin (Eserin), Nikotin, Pilokarpin, Muskarin, Morphin. Physostigmin und Muskarin reizen die parasympathischen Fasern und bedingen dadurch Pupillenverengerung. In Abb. 54 und 55[1]) sind die Augen eines Menschen dargestellt, dem kurz vor seinem Tode in das eine Auge Atropin und in das andere Eserin eingespritzt worden war. Die Bulbi wurden durchschnitten. Man erblickt in beiden Abbildungen den Ziliarkörper und die Iris von hinten. Besonders interessant sind die zahlreichen feinen radiären Falten der Iris im Eserinauge. Sie zeigen an, daß bei enger Pupille beträchtliche Zwischenräume zwischen der Iris und der Vorderfläche der Linse vorhanden sein können.

Nicht nur peripher können hemmende und erregende Einflüsse eine bestimmte Einstellung der Pupille bewirken, vielmehr spielen ohne allen Zweifel zentrale Vorgänge im gleichen Sinne eine bedeutsame Rolle. Diese Erkenntnis läßt den Anlaß zur Erweiterung der Pupille nach Asphyxie, Schreck, nach Schmerz usw. in einem anderen Lichte erscheinen, als man zunächst anzunehmen geneigt ist. Auch hierüber haben wir uns schon unterhalten[2]) und festgestellt, daß eine Hemmung des S. 97 erwähnten „Sphinkterzentrums“ (Gegend des Okulomotoriuskernes) das Maßgebende ist, und nicht eine direkte Einwirkung vom Dilatatorzentrum aus auf die entsprechende Muskulatur erfolgt[3]). Sicherlich stehen bei diesen ganzen Vorgängen parasympathisches und sympathisches Zentrum in engster Wechselbeziehung zu einander. Sie beeinflussen sich gegenseitig. Unter gewöhnlichen Umständen befinden sie sich in einer gewissen Gleichgewichtslage, die sich fortlaufend je nach den vorhandenen Einwirkungen bald nach dieser, bald nach jener Richtung etwas verschiebt. Während zentrale Er-

---

[1]) Entnommen: *Carl Hess: Graefe-Saemisch* Handbuch der gesamten Augenheilkunde. Tafel I. 3. Aufl. Wilhelm Engelmann, Leipzig 1910. — [2]) Physiologie II, S. 494. — [3]) Diese Erkenntnis ist von großer Bedeutung für die Wirkung mancher Stoffe auf die Pupillenweite, von denen ohne Zweifel manche zentral angreifen. So besteht ohne Zweifel bei Morphiumvergiftung ungehemmter Einfluß des „Sphinkterzentrums“. Pikrotoxin greift auch zentral an.

Abb. 54.

Atropinauge.

Abb. 55.

Eserinauge.

regungen im Sinne einer Herabsetzung oder Steigerung des Sphinktertonus vom „Sphinkterzentrum“ aus die Okulomotoriusbahn einschlagen und über die im Ganglion ciliare befindlichen Ganglienzellen wirksam werden, ver-

laufen jene des zentralen „Dilatatorzentrums“ über das Centrum ciliospinale zu den Ganglienzellen des Ganglion cervicale supremum. Von hier aus erfolgt dann die Beeinflussung des Dilatators. Inwieweit diese peripher gelagerten Zentren — außer von zentral bedingten Einflüssen geleitet — von sich aus tätig sind, steht nicht genau fest. Daß sie modifizierend auf zentrale Vorgänge einwirken und ihnen zugetragene Erregungen quantitativ verändert weitergeben, unterliegt keinem Zweifel[1]). Wahrscheinlich findet im Schlafe eine bedeutsame Veränderung im Zusammenwirken jener Zentren statt — Zwischenhirnzentrum des Sympathikus (zentrales Dilatatorzentrum) und Okulomotorius- bzw. Sphinkterzentrum —, und zwar im Sinne eines starken Überwiegens des Einflusses des letzteren, vielleicht unter völliger Hemmung des ersteren. Auf diese Weise erklärt man sich die zunächst überraschende Tatsache, daß im Schlafe die Pupillen ganz eng sind[2]). Man würde a priori das Gegenteil erwarten, ist doch das Auge durch den Lidschluß verdunkelt. Inwieweit die S. 60 erwähnte Lage der Bulbi im Schlafe in Beziehung zur Pupillenweite steht, läßt sich nicht mit Bestimmtheit sagen. Wir werden später (Vorlesung 11) der Möglichkeit gedenken, daß vielleicht Beziehungen zwischen Fazialis und Okulomotorius die Pupillenverengerung im Schlafe bedingen.

Wir wollen uns nun zu jener reflektorischen Pupillenreaktion begeben, die im Zusammenhang mit dem Sehvorgang und im Dienste der Regelung des Lichteinfalles steht. Es ist zunächst hervorzuheben, daß Licht jene Reaktion nicht von allen Stellen der Netzhaut aus gleichmäßig auszulösen vermag, vielmehr ist die Gegend der Macula lutea — Zapfenzellengebiet — am reizbarsten, d. h. ein bedeutend geringerer Reiz hat schon Schwellenwert, während in ihrer Umgebung und den weiter peripher gelegenen Stellen der Netzhaut — vorherrschend Stäbchenzellengebiet — beträchtlich stärkere Reize notwendig sind, um zu einem Erfolg zu führen[3]). Diese Kenntnis ist von großer praktischer Bedeutung, spielt doch die Prüfung des Vorhandenseins der Pupillenreaktion auf Lichteinfall bzw. Lichtabblendung eine bedeutsame Rolle in der Diagnostik bestimmter Störungen. So sehen wir, daß z. B. bei Tabes dorsalis, einer schweren Erkrankung im Gebiete des Nervensystems, Pupillenstarre vorhanden ist, d. h. selbst auf grellen Lichteinfall erfolgt keine Veränderung der vorhandenen Pupillenweite. Daß bei dieser Krankheit nicht etwa eine periphere Veränderung — z. B. in der Iris selbst — Ursache des Versagens der Pupillenreaktion ist, zeigt die Beobachtung, daß dann, wenn der Blick auf einen nahen Gegenstand gerichtet wird, die Iris reagiert. Die Pupille wird enger und erweitert sich wieder, wenn in die Ferne gesehen wird. Die mit der Einstellung des Auges auf Gegenstände verschiedener Entfernung vom Auge einhergehende Pupillenreaktion ist eine Erscheinung, die wir ganz allgemein feststellen können. Sie steht ursprünglich ohne Zweifel in Beziehung zum vermehrten Lichteinfall bei Betrachtung von dem Auge genäherten Objekten, jedoch ist der ganze Mechanismus des Zusammenwirkens von Iriseinstellung und Einstellung der Bulbi — diese werden, wie wir noch erfahren werden, beim Blick

[1]) Vgl. hierzu z. B. *Langendorff:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde. **38**. 129, 307 (1900). — *E. Sternschein: Pflüger*s Arch. **193**. 281 (1922). — [2]) Vgl. hierzu *E. Raehlmann* und *L. Witkowski:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 109 (1878). — [3]) Vgl. u. a. *E. Engelking:* Z. f. Sinnesphysiol. **50**. 319 (1919).

in die Nähe nach innen gedreht (Konvergenzbewegung) und beim Blick in die Ferne mit ihren Sehachsen parallel gestellt — so innig verknüpft, daß auch dann eine Veränderung der Pupillenweite erfolgt, wenn kein Licht in das Auge einfällt und nur die entsprechenden Bewegungen der Augäpfel ausgeführt werden. Die bei der Durchführung der Konvergenzbewegung der Bulbi in Frage kommenden äußeren Augenmuskeln werden vom Nervus oculomotorius innerviert. Es sei noch angefügt, daß beim In-die-Nähe-sehen noch ein anderer Vorgang, den wir gleich kennen lernen werden, und der auch unter dem Einfluß des N. oculomotorius steht, ausgelöst wird. Es ist dies der Akkommodationsvorgang. Es ist ferner bei kräftigem Zukneifen der Lider eine Verengerung der Pupillen beobachtet worden (orbikulares Phänomen, auch genannt *Westphal-Piltz*sche Reaktion).

Es ist von größtem Interesse, daß, wie wir schon S. 102 erfahren haben, das Zusammengehen von Akkommodation und Pupillenreaktion erhalten und zugleich die auf Lichteinfall erfolgende gestört sein kann. Dieser Zustand findet sich, wie schon erwähnt, bei bestimmten Krankheitszuständen (Tabes, Paralyse, Lues cerebrospinalis). Man spricht von einer reflektorischen Pupillenstarre (*Argyll-Robertson*sches Phänomen). Es ist von größter Bedeutung für die Erklärung des Zustandekommens des Phänomens, daß in Fällen, in denen das eine Auge noch die Lichtreaktion der Pupille zeigt, dieses bei Belichtung des nicht reagierenden Auges die charakteristische Einstellung der Pupille aufweist. Daraus geht hervor, daß die sensible Bahn des Reflexbogens, da hier die durch Lichtreiz bewirkte Pupillenreaktion in Betracht kommt, nicht unterbrochen ist. Es muß ferner auch der motorische Ast des erwähnten Reflexbogens in Ordnung sein, denn sonst könnte keine Pupillenreaktion mit der Einstellung der Bulbi und der Akkommodation verbunden sein. Es muß somit in einer noch unbekannten Weise jener Teil des Reflexbogens in seiner Funktion gestört sein, in dem die Überleitung der Erregung vom sensiblen auf den motorischen Teil der Reflexbahn vor sich geht. In dieser Beziehung ist von größtem Interesse, daß nach Durchtrennung der beiden vorderen Vierhügelarme das Symptom der isolierten Lichtstarre der Pupillen festgestellt worden ist, während bei Konvergenzbewegung der Bulbi und nach Auslösung von Schmerz die Pupillen die gewohnte Reaktion aufwiesen [1]).

Das genauere Studium der Bewegung der Iris im Anschluß an Lichtreize hat mancherlei interessante Ergebnisse gezeitigt. Sie erinnern an Feststellungen, über die wir uns in den ersten Vorlesungen über Sinnesempfindungen unterhalten haben. Wir erwähnten S. 32, daß nicht die absolute Größe eines Reizes für den Erfolg maßgebend ist, vielmehr die Möglichkeit des Einschleichens besteht. Wird die Lichtintensität ganz allmählich gesteigert, dann bleibt die Pupille in ihrer Weite unverändert [2]). Wird die gleiche Intensität der Beleuchtung des Augenhintergrundes rasch herbeigeführt, dann kommt es zu einer beträchtlichen Pupillenverengerung. Eine große Rolle spielt bei der auf Lichteinfall sich einstellenden Pupillenreaktion auch der Adaptationszustand der

---

[1]) *J. P. Karplus* u. *A. Kreidl: Pflüger*s Archiv. **149**. 154 (1913). — [2]) *S. Garten: Pflüger*s Arch. **68**. 68 (1897).

Netzhaut (vgl. hierzu S. 31)[1]). Betritt man, von einem dunklen Zimmer kommend, ein helles, dann erfolgt Verengerung der Pupille. An sie schließt sich eine allmähliche Erweiterung an. Bei längerer Einwirkung des Tageslichtes verschiebt sich die Reizschwelle mehr und mehr im Sinne einer Erhöhung. Wir bemerken, daß die Pupille trotz gleichbleibender Beleuchtung weiter wird. Es wird schließlich ein Zustand erreicht, in dem selbst bei großen Lichtintensitäten die Pupillenreaktion ausbleibt. In der Dunkelheit tritt nach einiger Zeit die Erregbarkeit auf Lichtreize wieder ein. Verdunkelt man das Auge, dann erfolgt zuerst rasch und dann langsamer Erweiterung. Ihr Grad wird dann lange unverändert beibehalten. Interessant ist, daß Lichter (es gilt dies insbesondere für farbige Lichter), die als gleich hell empfunden werden, die gleiche Pupillenweite bedingen[2]).

Die Zeit, die vergeht, bis auf eine Änderung des Lichteinfalles der Erfolg der Pupillenreaktion sich geltend macht — genannt Reflexzeit — ist für die Verengerung der Pupille kürzer (etwa 0·3 Sekunden) als für die Erweiterung (etwa 0·5 Sekunden)[3]).

Wir erkennen aus den mitgeteilten Beobachtungen, daß die Weite der Pupille nicht in einer feststehenden quantitativen Beziehung zu jener Lichtintensität, die auf die Netzhaut einwirkt, steht, vielmehr erfolgt unter gewöhnlichen Verhältnissen bei ausreichenden Unterschieden in ihr zunächst rasch und dann verlangsamt eine entsprechende Reaktion. Die Verlangsamung ist durch die bald erfolgende Anpassung der in Frage kommenden Netzhautelemente an den vorhandenen Reiz bedingt. Es ist jedoch auch möglich, daß zentral stattfindende Vorgänge mit beteiligt sind, haben wir es doch bei jeder Einstellung der Iris mit der Resultante der Wirkung des Sphinkters und des Dilatators zu tun. Es stellt sich schließlich ein Gleichgewicht ein, das erst dann wieder eine Störung erfährt, wenn sich ein Reiz in Gestalt einer veränderten Lichtintensität geltend macht. Im allgemeinen zeigt die Pupille unter gewöhnlichen Verhältnissen eine Weite von etwa $3^1/_4$—4 *mm*.

Nachdem wir die Pupillenreaktion als solche kennen gelernt haben, wollen wir uns nun ihrer dioptrischen Bedeutung zuwenden. Wir haben S. 76 die sphärische Aberration besprochen und festgestellt, daß die Iris Randstrahlen abhält. In der Tat vermittelt sie durch ihre Einstellung Verschärfung der Bilder auf der Netzhaut. Es wird dies sofort klar, wenn wir folgenden einfachen Versuch ausführen. Wir betrachten ein dem Auge so stark genähertes Objekt, z. B. eine Zeichnung oder etwas Gedrucktes, daß wir keine Einzelheiten erkennen können. Bringen wir nunmehr ein Blatt Papier mit einer feinen Öffnung, durch die wir blicken, als Schirm vor das Auge, dann erkennen wir das Objekt überraschend deutlich. Die Wirkung des vor das Auge gebrachten Schirmes wird sofort verständlich, wenn wir in Abb. 56 den Gang der Strahlen verfolgen. Wir erkennen, wie ohne Schirm auf der Netzhaut viel größere Zerstreuungskreise (a b) vorhanden sind, als bei seiner Anwendung (c d). Er schaltet ein weites Gebiet peripher in das Auge einfallender Strahlen aus.

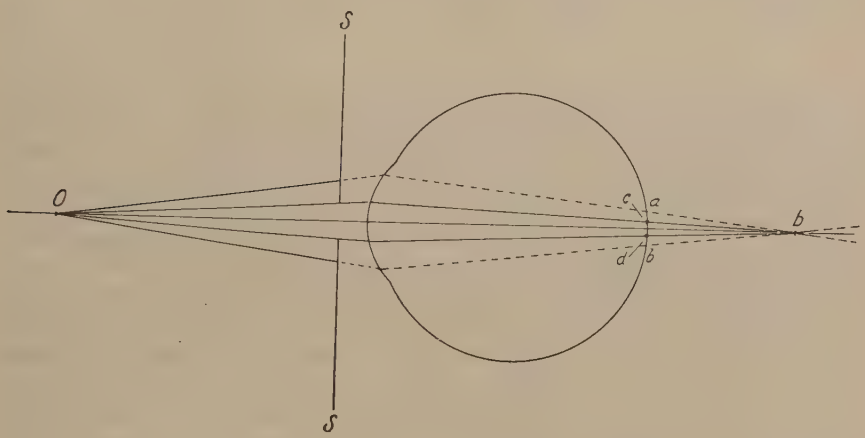
Die Verkleinerung der Zerstreuungskreise bei enger Pupille, wie es beim Nahesehen eintritt, kommt vor allem auch dem körperlichen Sehen

[1]) *O. Schirmer:* Arch. f. Ophth. **40**. (5). 8 (1894). — [2]) *M. Sachs: Pflüger*s Arch. **52**. 79 (1892). — *G. Abelsdorff:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **22**. 81 (1900). — [3]) *M. v. Vintschgau: Pflüger*s Arch. **26**. 324 (1881); **27**. 194 (1882).

zugute. An und für sich kann — vorausgesetzt, daß Gegenstandspunkte Bildpunkte liefern — von einem Körper immer nur diejenige seiner Ebenen scharf abgebildet werden, auf die das Auge scharf eingestellt ist. Da jedoch bei enger Pupille die gleichzeitig zur Abbildung gelangenden Punkte aus benachbarten Ebenen sehr kleine Zerstreuungskreise liefern, können wir auch jene scharf erkennen. Wollen wir allerdings Punkte weiter entfernter Ebenen auf der Netzhaut scharf zur Abbildung bringen, dann muß das Auge auf die betreffende Entfernung eingestellt werden.

Haben wir in der Iris mit der in ihr enthaltenen Muskulatur eine Einrichtung vor uns, die den Lichteinfall regelt und einerseits die Belichtung der Netzhaut, von ihr selbst aus geleitet, abstuft und andererseits die Größe der Zerstreuungskreise auf der Netzhaut herabmindert und dadurch ganz wesentlich mit zur Entwerfung scharfer Bilder beiträgt, so haben wir in dem im Ziliarkörper enthaltenen Muskelgewebe den Motor

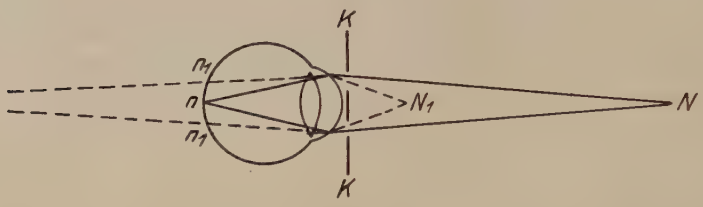
Abb. 56.



für die Einstellungsvorgänge des dioptrischen Apparates im Auge für von ihm verschieden weit entfernte Objekte vor uns. Wir haben bereits S. 76, 79 erörtert, daß in unserem Auge die Aufgabe, von Gegenständen, die sich in verschiedener Entfernung von ihm befinden, scharfe Bilder auf dem Auffangeschirm — der Netzhaut — zu erhalten, in der Weise gelöst ist, daß die Brechkraft des dioptrischen Systems veränderbar ist. Dieser Umstand ermöglicht scharfes Sehen innerhalb gewisser Grenzen. Wir wollen vorausschicken, daß für den Menschen ein Auge als Grundtypus gilt, bei dem parallele, d. h. von unendlicher Entfernung her in das Auge fallende Strahlen bei völliger Ruhe der in Frage kommenden Muskulatur auf der Netzhaut vereinigt werden. Man nennt den Punkt, von dem ausgehende Strahlen den erwähnten Erfolg zeitigen, den Fernpunkt des Auges. Er befindet sich bei dem eben erwähnten Auge im Unendlichen. Man nennt ein solches Auge ein emmetropes. Nähert man — vom Fernpunkt, d. h. praktisch von etwa 5—6 *m* Entfernung ausgehend — dem Auge ein Objekt mehr und mehr, dann würden die von diesem ausgesandten, mit der Annäherung von einem gewissen Abstand von ihm an

mehr und mehr divergent werdenden Strahlen bei Gleichbleiben der Brechkraft des dioptrischen Systems hinter der Netzhaut zusammengebrochen. Der Erfolg wäre, daß immer größere Zerstreuungskreise auf der Retina entstehen würden, denn sie würde immer größere Querschnitte des Strahlenkegels schneiden (vgl. hierzu Abb. 56, S. 105). Nun zeigt zunächst die Erfahrung, daß die Möglichkeit besteht, trotz Annäherung eines Objektes von ihm scharfe Bilder zu erhalten. Es hat dies jedoch eine Grenze. Gehen wir systematisch vor, und nähern wir dem Auge z. B. eine Nadel, dann kommen wir zu einem Abstand des Objektes vom Auge, bei dem

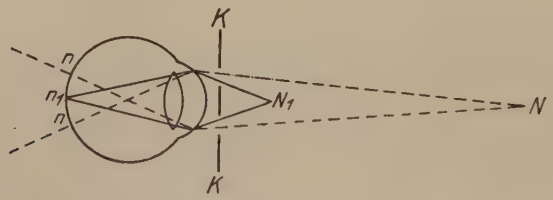
Abb. 57.



trotz größter Anstrengung kein scharfes Bild mehr von ihm zu erhalten ist. Die Nadel erscheint uns unscharf, doppelt. Rücken wir sie etwas zurück, d. h. wird der Abstand vom Auge etwas vergrößert, so sehen wir sie wieder scharf. Man hat den Punkt, von dem aus eben gerade noch ein scharfes Sehen möglich ist, Nahepunkt genannt. Der der Anpassung des dioptrischen Apparates des Auges an verschiedene Objektabstandsweiten zugrunde liegende Vorgang wird Akkommodation genannt.

Ein einfaches Beispiel in Gestalt von zwei Abbildungen (57 und 58) möge das eben Dargelegte belegen. Der in ihnen wiedergegebene Versuch

Abb. 58.



ist von dem Jesuitenpater *Scheiner*[1]) ausgeführt worden. Es werden durch ein Kartenblatt *(K)*, in dem zwei kleine, innerhalb der Weite der Pupillenöffnung liegende Löcher angebracht sind, zwei hintereinander stehende Nadeln *(N* und N_1*)* betrachtet. Die dem Auge am nächsten liegende darf den Nahepunkt nicht überschreiten. Es ist nun nicht möglich, beide Nadeln zugleich scharf zu sehen. Entweder wird das Auge auf N eingestellt (vgl. Abb. 57) oder aber auf N_1 (s. Abb. 58). Man erkennt im ersteren Falle, wie die von dem Punkt N ausgehenden Strahlen in einem Bildpunkt auf der Netzhaut zusammengebrochen werden, während die von N_1 kom-

[1]) *C. Scheiner:* Oculus, sive fundamentum opticum. Innspruck 1619.

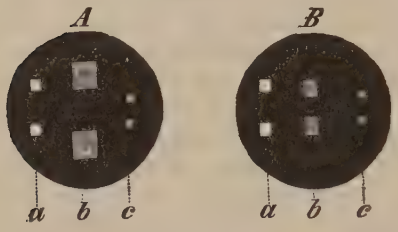
menden sich hinter dieser treffen und sie in n_1 n_1 schneiden. Wird die näher liegende Nadel N_1 fixiert, dann ergibt sich von ihr ein scharfes Bild auf der Netzhaut. Strahlen, die von einem Punkte der weiter entfernten Nadel kommen, werden bei der erwähnten Einstellung des Auges im Glaskörper, d. h. vor der Netzhaut zusammengebrochen (vgl. Abb. 58). Die die Vereinigungsstelle der Strahlen verlassenden schneiden die Netzhaut in n und n. Der Beobachter erhebt folgenden Befund. Stellt er sein Auge auf die näher stehende Nadel ein, dann erkennt er diese genau, während die entferntere unscharf und doppelt erscheint. Umgekehrt wird die letztere einfach gesehen, wenn auf sie akkommodiert wird. Die näher stehende Nadel erscheint dann doppelt und unscharf. Befindet sich die vom Auge weniger weit entfernte Nadel diesem näher als die Entfernung seines Nahepunktes, dann bleiben die Doppelbilder auch bei starker Anstrengung der Einstellung des dioptrischen Apparates des Auges bestehen.

Wir haben zunächst ganz allgemein festgestellt, daß der dioptrische Apparat des Auges in seiner Brechkraft veränderlich ist. Es ergibt sich ganz von selbst eine Reihe von Fragen. Welche lichtbrechenden Medien erfahren eine Veränderung, welcher Art ist diese, und welcher Vorgang bedingt sie? Wir wollen gleich vorwegnehmen, daß nur eine erhöhte Brechkraft durch Änderung der Krümmung von brechenden Medien in Frage kommt und nicht etwa eine Veränderung des Brechungsindexes von solchen. Wir haben S. 76 erfahren, daß die größte Brechkraft der Hornhaut zukommt, dann folgt die Linse mit ihren verschiedenen Schichten. Die direkte Beobachtung hat ergeben, daß die erstere in ihren optischen Eigenschaften beim Blick in die Ferne und in die Nähe unverändert bleibt. Es sei in dieser Beziehung auch auf die S. 73 mitgeteilte Gegenüberstellung der optischen Eigenschaften der einzelnen Medien beim Sehen in die Ferne (Ruhe) und in die Nähe (unter stärkster Akkommodation) verwiesen. Sie zeigt, daß von allen brechenden Medien nur die Linse ihre Brechkraft verändern kann. Entwirft man auf der Hornhaut, der vorderen und hinteren Linsenfläche, die S. 84 beschriebenen Spiegelbildchen, und fordert man die Versuchsperson, deren genannte Medien wir als Spiegel benützen, auf, in die Ferne zu sehen, dann erkennt man jedes der Bildchen in bestimmter Lage zu den anderen, in bestimmter Größe und Lichtstärke. Jetzt wird die Versuchsperson veranlaßt, möglichst ausgiebig zu akkommodieren. Am einfachsten ist es, im Nahepunkt des betreffenden Auges einen Gegenstand anzubringen, den sie fixieren muß. Es zeigt sich, daß das Hornhautbildchen unverändert geblieben ist, dagegen wird das vordere Linsenbildchen kleiner. Gleichzeitig nähert es sich der Mitte der Pupille. Dieses letztere Phänomen läßt sich am besten feststellen, wenn man an Stelle eines Objektes (Flamme) deren zwei sich im Auge spiegeln läßt. Man benützt dazu z. B. einen Schirm mit zwei senkrecht übereinander befindlichen Öffnungen und bringt hinter jede davon eine Flamme. Man erhält dann jedes Spiegelbildchen zweimal, insgesamt erscheinen, wie in Abb. 59, S. 108, dargestellt ist, sechs solche. In Abb. 59 *A* ist ihr Aussehen und ihre Lage beim Blick in die Ferne dargestellt und in *B* im akkommodierten Zustand des Auges. Man erkennt, daß die Hornhautbildchen *a* unverändert sind, während die Bildchen der vorderen Linsenfläche *b* verkleinert und einander genähert sind. Obwohl feststeht, daß auch die hintere Linsenfläche ihre Krümmung etwas ändert, läßt sich ohne besondere Hilfsmittel

eine Veränderung in Größe und Lage der „hinteren Linsenbildchen“ nicht erkennen[1]).

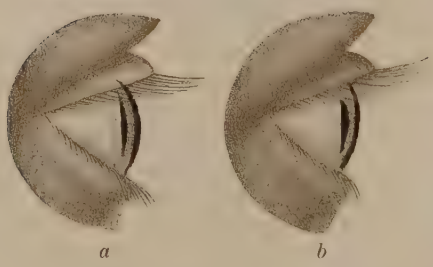
Unser Interesse fesselt naturgemäß in erster Linie das Kleinerwerden des „vorderen Linsenbildchens“. Nun wissen wir, daß ein konvexer Spiegel unter sonst gleichen Verhältnissen um so kleinere Bilder entwirft, je kleiner sein Krümmungsradius ist. Wir ziehen deshalb aus der erwähnten Feststellung den Schluß, daß die vordere Linsenfläche beim In-die-Nähesehen eine stärkere Krümmung erfährt. Aus der Größe des Spiegelbildchens läßt sich unter bestimmten Voraussetzungen (vgl. hierzu S. 85) der Krümmungsradius der es entwerfenden Fläche berechnen. *Helmholtz* fand, daß der Krümmungsradius der vorderen Linsenfläche sich von 10·0 *mm* beim Blick in die Ferne auf 5·33 *mm* bei maximaler Akkommodation verringerte. Bei den hinteren Linsenflächen sind die entsprechenden Zahlen —6·0 und —5·33 *mm* (vgl. die Tabelle auf S. 73)[2]).

Abb. 59.



Betrachten wir weitere Veränderungen, die am Auge beim Akkommodationsvorgang feststellbar sind, so stoßen wir zunächst auf die schon geschilderte Verengerung der Pupille. Sie erweitert sich, sobald der Blick in die Ferne gerichtet wird. Unter geeigneten Bedingungen erkennt man an der Iris noch einen weiteren Vorgang. Ihr gegen die Pupille gerichteter Rand verdickt sich bei der Akkommodation nach vorn. Das gleiche gilt von der Mitte der vorderen Linsenfläche. In Abb. 60[3]) ist dargestellt, wie beim Sehen in die Nähe (Abb. 60 *b*) das schwarze Oval der Pupille (der Beobachter blickt von der Seite und etwas von hinten auf das zu beobachtende Auge, das eine in der Nähe befindliche Nadel fixiert oder aber in die Ferne sieht) und ein Teil des Irisrandes vor der Sklera sichtbar werden. In Abb. 60 *a* ist die Ferneinstellung des Auges wiedergegeben.

Abb. 60.



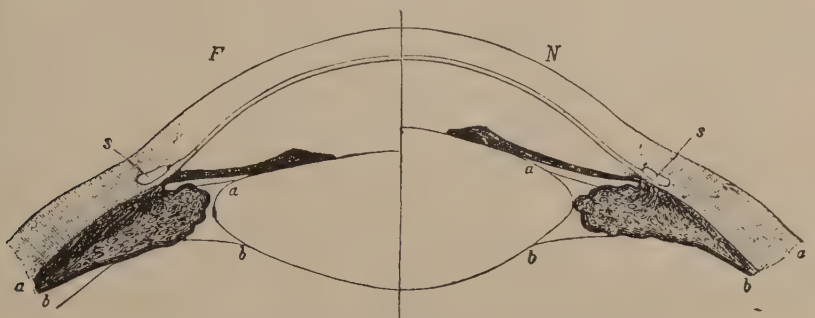
Das Vorrücken der vorderen Linsenfläche in die vordere Augenkammer ist dadurch bedingt, daß die Linse dicker wird. Ein in Betracht kommendes Ausweichen derselben nach hinten wird durch den Glaskörper verhindert. Die Dickenzunahme beträgt etwa 0·4 *mm*. Besonders groß sind die Veränderungen der äquivalenten Kernlinse (vgl. hierzu S. 73). Der Radius ihrer Vorderfläche geht von 7·911 *mm* auf 2·655 *mm* zurück und derjenige der Hinterfläche von —5·76 auf —2·655 *mm*. Ihre Dicke er-

[1]) Über die entoptische Beobachtung der Spiegelbildchen vgl. *Rudolf Hürthle: Pflügers* Arch. **204**. 352 (1924). — [2]) Vgl. hierzu u. a. auch *J. H. Knapp:* Arch. f. Ophthalmol. **6**. 1 (1860); **7**. 136 (1861). — *O. Weiss: Pflügers* Arch. **88**. 79 (1901). — *H. Hartridge:* Brit. j. of ophth. **9**. 521 (1925). — [3]) Entnommen: *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **1**. 120.

fährt eine Zunahme von 2·42 auf 2·66 *mm*. Dadurch, daß die erwähnte Kernlinse so stark an Dicke zunimmt, wird erreicht, daß die freien Flächen der Gesamtlinse eine im Verhältnis dazu nur geringfügige Zunahme ihrer Krümmung zu erfahren brauchen, und dennoch die nötige optische Wirkung erzielt wird. In Abb. 61 [1]) ist in Gestalt eines Querschnittes durch den vorderen Teil des Auges des Menschen das Verhältnis der Linse bei Einstellung auf die Ferne *(F)* und die Nähe *(N)* dargestellt. In Abb. 62 und 63 [2]), S. 110 ist das verschiedene Verhalten des Linsenkernes und des übrigen Teiles der Linse bei Akkommodationsruhe (Abb. 62) und bei stärkster Akkommodationsanspannung (Abb. 63) schematisch wiedergegeben.

Nachdem feststand, daß die Anpassung des dioptrischen Apparates des Auges an Objekte, die dem Auge genähert sind, in der Art erfolgt, daß durch stärkere Krümmung der Linse dessen Brechkraft erhöht wird — fehlt die Linse, dann ist jede Akkommodation unmöglich gemacht —, verblieb die Aufklärung des Mechanismus dieses Einstellungsvorganges. Die einfache Beobachtung zeigt, daß zwischen dem Sehen in

Abb. 61.



s = Sinus venosus sclerae; *a a* = vorderer Rand der Zonulafalten; *b b* = hinterer Rand der Zonulafalten.

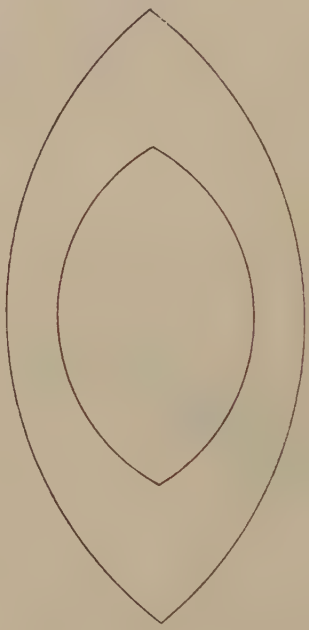
die Ferne und die Nähe insofern ein Unterschied besteht, als im ersteren Falle — vorausgesetzt, daß Emmetropie vorliegt — weder eine Anstrengung erforderlich ist, noch eine Ermüdung eintritt, während wir besonders dann, wenn wir z. B. einen kleinen Gegenstand, den wir um Einzelheiten besser erkennen zu können, in möglichste Nähe des Auges bringen, betrachten, durchaus die Empfindung einer aktiven Leistung haben. Ferner folgt nach mehr oder weniger langer Zeit Ermüdung. Dadurch, daß wir in die Ferne blicken erholen wir uns. In der Tat bedeutet das In-die-Ferne-sehen den Ruhezustand des Auges und das In-die-Nähe-sehen den Tätigkeitszustand. Weiterhin kann gezeigt werden, daß der Akkommodationsvorgang dann unmöglich wird, wenn der Ziliarmuskel, auch Akkommodationsmuskel genannt, ausgeschaltet wird. Es geschieht dies mittels Atropin oder Physostigmin. Im ersteren Falle tritt Lähmung und im letzteren Krampf ein. In beiden Fällen ist das Auge in bestimmter Weise eingestellt, im ersteren auf weite und im letzteren auf nahe Entfernungen. Nun wird der Ziliar-

[1]) Entnommen: *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. 1. 123. — [2]) Entnommen: *A. Gullstrand:* in *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. 1. 336.

muskel vom N. oculomotorius innerviert. Das „Akkommodationszentrum“ liegt in der Nähe des „Pupillen-Sphinkterzentrums“, und zwar im vorderen medialen Kern des Okulomotorius [1]). Ebenso, wie für jene Okulomotoriusfasern, die zum Sphincter iridis verlaufen, haben wir für diejenigen, die den Ziliarmuskel versorgen, im Ganglion ciliare Beziehungen zu den in diesem befindlichen Ganglienzellen [2]). Pupillenverengerung und Akkommodationsvorgang sind, wie schon S. 102 mitgeteilt, mit einander verkuppelte Vorgänge. Der letztere ist in der Regel auch mit einer Konvergenzbewegung

Abb. 62.

Abb. 63.



verknüpft [3]). Durch Übung gelingt es, die beiden letzteren Vorgänge für sich getrennt durchzuführen. Die eben dargelegten engen Beziehungen in der Art der Innervation des Sphincter iridis und des Ziliarmuskels lassen uns ohne weiters verstehen, weshalb Atropin Pupillenerweiterung und Ausschaltung des Akkommodationsvorganges und Physostigmin „Akkommodationskrampf“ und zugleich Pupillenverengerung hervorruft.

Es steht fest, daß der Ziliarmuskel bei der Einstellung des Auges auf die Nähe eingreift und beim Sehen in die Ferne außer Tätigkeit ist. Es hat vieler Forschungen bedurft, bis der ganze Mechanismus, der beim Akkommodationsvorgang zur stärkeren Krümmung der Linse führt, auf-

[1]) Vgl. *V. Hensen* und *C. Völckers:* Experimentalunters. über den Mechanismus d. Akkommodation. Kiel 1868; Arch. f. Ophthalmol. **24**. (1). 1 (1878). — [2]) *J. N. Langley* und *H. K. Anderson:* J. of physiol. **13**. 554 (1892). — [3]) Vgl. hierzu *E. Wlotzka: Pflügers* Arch. **107**. 174 (1905). — *H. Caspary* und *K. Goeritz: Pflügers* Arch. **193**. 225 (1922).

geklärt war[1]). Der Vorgang ist der folgende. Die Linse ist elastisch, und zwar ist diese Eigenschaft im wesentlichen durch die Linsenkapsel bedingt. Man kann das leicht feststellen, indem man die Linse aus einem Auge herausnimmt. Man erkennt, daß sie der Kugelgestalt zustrebt und damit stärker brechend wird. Im Ruhezustand, d. h. dann, wenn Ferneinstellung des Auges vorhanden ist, wird die Linse durch den Zug der an ihrem Äquator sich ansetzenden Fasern der Zonula Zinnii (vgl. hierzu Abb. 13, S. 52) in radialer Richtung gedehnt. Die Folge davon ist die Abplattung der Linse von vorn nach hinten. Erfolgt nun Kontraktion des Ziliarmuskels[2]), was beim Übergang der Ferneinstellung des Auges in die Naheinstellung der Fall ist, dann ereignet sich folgendes. Es werden die Ziliarfortsätze näher an die Linse herangeführt. Dadurch kommt es zu einer Entspannung der Zonulafasern, durch die je nach ihrem Grade die Linse mehr oder weniger stark von ihrem Zuge befreit wird. Dementsprechend nimmt die Krümmung der Linse mehr oder weniger stark zu. Mit diesem Vorgange ist eine Zunahme ihrer Brechkraft verknüpft.

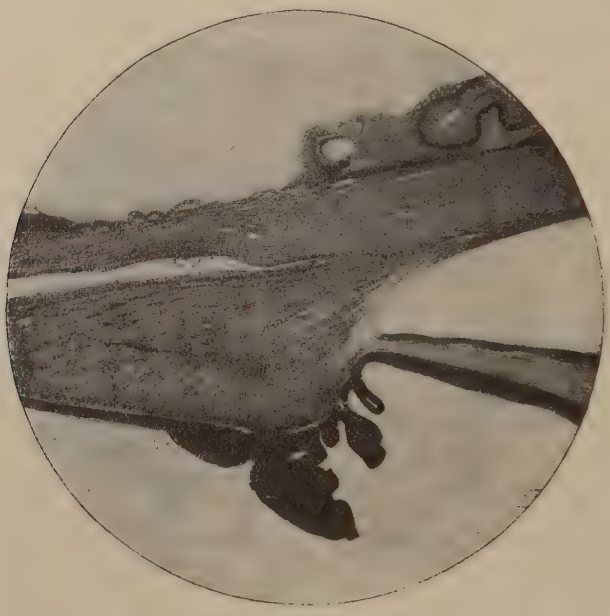
Die eben geschilderte, von *Helmholtz* entworfene Anschauung des Wesens des Akkommodationsvorganges erweckte Widerspruch. Es befremdete zunächst, daß eine Muskelaktion Entspannung und Muskelruhe Spannung hervorrufen sollte. Es stehen sich gegenüber: Kontraktion des Ziliarmuskels und Entspannung der Zonulafasern und damit auch der Linsenkapsel und ferner Ruhe des Ziliarmuskels und Anspannung der Zonulafasern und damit der Linsenkapsel. Unter den zahlreichen Beweisen, die dafür beigebracht worden sind, daß der geschilderte Mechanismus des Akkommodationsvorganges der Wirklichkeit entspricht, seien die folgenden angeführt. Zunächst konnte bei Fehlen von Teilen der Iris die Annäherung des Corpus ciliare an die Linse bei der Akkommodation direkt verfolgt werden[3]). Ferner zeigte sich, daß eine von außen her in den Ziliarmuskel eingesteckte Nadel bei seiner Kontraktion ihre Lage, wie folgt, verändert[4]). Das nach außen stehende Ende der Nadel bewegt sich um ihren Drehpunkt, der sich in der Sklera befindet, nach rückwärts und dem entsprechend ihre im Ziliarmuskel steckende Spitze nach vorn. Von allergrößter Bedeutung ist der folgende Befund. Bei maximaler Akkommodationsanstrengung sinkt die Linse ihrer Schwerkraft folgend etwas nach abwärts[5]). Besonders schön läßt sich dieser Vorgang verfolgen, wenn die Linse eine kleine Trübung aufweist. Sie kann unter scharfer Beleuchtung mittels eines Strahlenbündels objektiv in ihrer Lage im Auge mit und ohne Akkommodation verfolgt werden, oder es kann der Besitzer der betreffenden Linse an Hand des

[1]) Vgl. hierzu *Cartesius:* Dioptrice. Lugd. Batav. 1637. — *Max Langenbeck:* Klinische Beiträge aus dem Gebiete der Chirurgie und Ophthalm. Göttingen 1849. — *A. Cramer:* Tijdschr. d. maatschappij voor geneesk. 1851; Het Accommodatievermogen der Oogen physiologisch toegelicht. Haarlem 1855. — *H. Helmholtz:* Monatsber. d. Akad. zu Berlin. 137 (1853); Arch. f. Ophth. **1**. Abt. II. 1 (1855). — [2]) Vgl. seinen Faserverlauf S. 42. — [3]) Vgl. z. B. *Uhthoff:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkd. **50**. 475 (1912). — [4]) *V. Hensen* und *C. Völckers:* Experimentaluntersuchung über den Mechanismus der Akkommodation. Kiel 1868. — [5]) *C. Hess:* Bericht über die XXV. Versammlung der ophthalm. Gesellsch. Heidelberg. 41. 1896; Arch. f. Ophthal. **42**. (1). 288 (2). 80 (1896); **43**. (3). 477 (1897); Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. **42**. 1 (1904). — *L. Heine:* Ber. über die XXVI. Vers. der ophth. Gesellsch. Heidelberg. 20 (1897); Zentralbl. f. Physiol. **11**. 353 (1897); Arch. f. Ophthal. **44**. 299 (1897); **47**. 662 (1899). — *C. Hess* und *L. Heine:* Arch. f. Ophth. **46**. (2). 243 (1897). — Vgl. auch *A. Coccus:* Ber. d. VII. internat. ophth. Kongreß. 197. Heidelberg 1888. — *Tscherning:* Arch. d. physiol. **7**. (1). 181 (1895).

durch jene getrübte Stelle auf der Retina entworfenen Schattens unter Anwendung der S. 90 beschriebenen Versuchsanordnung (Lichtquelle im vorderen Brennpunkt und damit parallele Strahlen innerhalb des Bulbus) subjektiv wahrnehmen, daß beim Sehen in die Ferne bei den verschiedensten Kopfhaltungen — nicht in Frage kommt natürlich die horizontale Lage des Kopfes, denn in dieser ist sowieso keine Lageveränderung der Linse zu erwarten — unter sonst gleich bleibenden Bedingungen der Schatten keine Ortsveränderung zeigt, wohl aber ist das bei schärfster Akkommodation der Fall, und zwar bewegt er sich in entgegengesetzter Richtung, wie die Linse[1]).

Aus den eben mitgeteilten Feststellungen ergibt sich, daß in Übereinstimmung mit der *Helmholtz*schen Vorstellung über den Akkommodations-

Abb. 64.



Ziliarmuskel nicht kontrahiert.

mechanismus die Linse beim In-die-Ferne-sehen feststeht, während bei der Einstellung in der Nähe sie unter Erschlaffung der Zonula mehr und mehr freigegeben wird, und dabei mehr und mehr an Brechkraft zunimmt.

Schließlich konnte der Mechanismus des Akkommodationsvorganges noch in folgender Weise klargestellt werden. Es wurde z. B. bei Affen und Menschen[2]) im einen Auge durch Eserin Krampf des Akkommodationsmuskels bewirkt und im anderen durch Atropin Lähmung desselben. Beide Augen wurden in ihrem besonderen Zustand fixiert und mikroskopisch

---

[1]) *C. Hess:* In *Graefe-Saemisch:* Handbuch der Augenhlkd. **2**. 218 (1902). — Vgl. auch *R. H. Kahn: Pflügers* Arch. **145**. 259 (1912). — [2]) *C. Hess:* Arch. f. Augenheilk. **62**. 345 (1909).

untersucht. Abb. 64[1]) und 65[1]) geben den erhobenen Befund wieder. Man erkennt deutlich, wie sich durch Verkürzung und Verdickung des Ziliarmuskels das vordere und axialwärts gerichtete Ende des Corpus ciliare in der Richtung nach der vorderen Fläche der Linse zu verschiebt. Der M. ciliaris hat nach seiner ganzen Funktion seinen Ursprung (sein Punctum fixum) an der Stelle des Ansatzes der Chorioidea an der Sklera in der Gegend des Canalis Schlemmii. Bei seiner Kontraktion wird diese Stelle der Chorioidea nach vorne und innen gezogen. Läßt die Kontraktion des Ziliarmuskels nach, dann dürfte ohne Zweifel das an der inneren Wand des Canalis Schlemmii befindliche elastische Gewebe bei der Anspannung der Zonula Zinnii von Bedeutung sein. Ebenso bedeutungsvoll sind die elastischen Eigenschaften des genannten Gewebes beim Akkom-

Abb. 65.

Ziliarmuskel kontrahiert.

modationsvorgang selbst. Die Iris erfährt bei diesem eine mehrfache Veränderung ihrer Lage. Sie wird mit dem Scheitel der Linse nach der Pupille zu nach vorne geführt, gleichzeitig weichen ihre peripheren Teile zurück. Dadurch wird ein Ausgleich für die Verminderung der Tiefe der vorderen Augenkammer geschaffen (vgl. hierzu S. 59). Es werden dafür ihre peripheren Teile tiefer. So erklärt sich das Ausbleiben von Druckunterschieden in der vorderen Augenkammer während des Akkommodationsvorganges[2]). Das Zurücktreten der peripheren Iriswand erfolgt in dem Augenblick, in dem der Ziliarmuskel sich zusammenzieht und dabei das

[1]) Entnommen: *L. Heine:* Die Anatomie des akkommodierten Auges. Arch. f. Ophthalm. **49**. (1). 1 (1899). — [2]) Vgl. hierzu a. a. *L. Heine:* Arch. f. Ophthalm. **60**. (3). 448 (1905).

elastische Gewebe in der Wand des *Schlemm*schen Kanales dehnt. Es wird dabei der Ansatz der Iris nach hinten gezogen[1, 2]).

Wir haben es bei der Einstellung einer bestimmten Gestalt der Linse mit antagonistisch wirkenden Kräften zu tun. Einerseits wirken sich die elastischen Kräfte der Linsenkapsel und diejenigen der Chorioidea entgegen, und ferner bildet die Muskelkraft den Antagonisten zu den stärkeren der beiden elastischen Kräfte[3]). Das Zusammenwirken des genannten Systems antagonistischer Wirkungen schützt die Linse vor zu starken äußeren Kräften und vor plötzlichen Änderungen von solchen. Jene Kraft, welche die Formveränderung der Linse bei der Akkommodation hervorruft, ist von den drei genannten Kräften die schwächste. Sie nimmt außerdem, wie alle elastischen Kräfte während der Entfaltung ihrer Wirkung konstant ab. Es wird somit der Ruck am Ende der Formveränderung der Linse der kleinst mögliche sein, und seine Energieentfaltung einen gewissen, von der Elastizität der Zonula bedingten Maximalwert nicht überschreiten. Die geschilderte Wirkung wird noch dadurch unterstützt, daß mit der Zunahme der Kontraktion des Ziliarmuskels der elastische Widerstand der Chorioidea infolge ihrer Dehnung zunimmt. Tritt Erschlaffung des Ziliarmuskels ein, so ist wiederum das Maximum der formverändernden Kraft durch die Elastizität der Chorioidea bestimmt. Sie nimmt während der Bewegung stetig ab, während gleichzeitig der Widerstand der Linsenkapsel fortwährend durch die Dehnung zunimmt.

Erwähnt sei noch, daß maximale Kontraktion und maximale Linsenkrümmung nicht zusammenfallen, vielmehr wird der letztere Zustand schon erreicht, ehe der erstere eintritt. Man hat von einer manifesten und einer latenten Ziliarmuskelkontraktion gesprochen. Die Grenze zwischen diesen beiden wird durch die Nahepunktseinstellung gekennzeichnet. Eine Kontraktion des Akkommodationsmuskels über diese hinaus vermag die Brechkraft des Auges nicht zu steigern, weil schon das Maximum derjenigen der Linse erreicht ist. Erwähnt sei noch, daß mit verstärktem Impuls zur Ziliarmuskelkontraktion auch der Sphincter iridis im gleichen Sinne beeinflußt wird. Die Pupille zeigt eine entsprechend verstärkte Verengerung[4]).

Wir haben nunmehr bereits festgestellt, weshalb nur bis zu einer bestimmten Entfernung von Objekten vom Auge scharfe Bilder auf der Netzhaut entworfen werden, und wir die ersteren zugleich scharf sehen. Der Zunahme der Brechkraft des dioptrischen Apparates ist eine Grenze gesetzt. Hat die Linse ihre stärkste Krümmung erreicht, dann sind alle Einrichtungen über die das Auge verfügt, um seine Brechkraft zu steigern, erschöpft. Objekte, die näher als der Nahepunkt des Auges liegen,

---

[1]) *Donders:* Onderzoekingen gedaan in het physiol. Laborat. der Utrechtschen Hoogeschool. **6**. 61 (1854). — [2]) Vgl. weiterhin über den Akkommodationsvorgang: *C. Hess:* Arch. f. Augenheilk. **62**. 345 (1909); **63**. 88 (1909). — [3]) Vgl. hierzu *A. Gullstrand* in *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **1**. 347. — [4]) Über Vorrichtungen zur Nah- und Ferneinstellung des Auges und Reaktionen auf Licht im allgemeinen in der Tierreihe vgl.: *Th. Beer: Pflügers* Arch. **53**. 175 (1893); **58**. 523 (1894); **67**. 541 (1897); **69**. 507 (1898); **73**. 501 (1898). — *L. Heine:* Arch. f. Ophthalm. **45**. 469 (1898); Zbl. f. Physiol. **21**. 501 (1907); **22**. 335 (1908). — *C. Hess:* Handbuch d. vergl. Physiol. (herausgegeben von *H. Winterstein*). G. Fischer, Jena. **4**. 555 (1912); Z. f. Biol. **63**. 245 (1914); **70**. 9 (1919); *Pflügers* Arch. **163**. 289 (1916); **166**. 381 (1917); **170**. 337 (1919); **174**. 245 (1919); **183**. 146 (1920); **185**. 281 (1920).

ergeben unscharfe Bilder, indem die Vereinigung der von den einzelnen ihrer Punkte ausgehenden Strahlen hinter der Netzhaut erfolgt. Um sie auf dieser zusammenbrechen zu können, müßten wir eine Sammellinse von entsprechender Brechkraft vor das Auge bringen.

Der Nahepunkt stellt keine für jedes Auge gegebene Größe dar. Wir müssen ihn von Fall zu Fall feststellen (vgl. hierzu S. 106). Verfolgen wir bei ein und demselben Individuum das Verhalten seines Nahepunktes, dann bemerken wir, daß er mit dem Alter immer weiter vom Auge abrückt. Man nennt diese Erscheinung Presbyopie. Während beim Emmetropen von 20 Jahren der Nahepunkt bei etwa 10 *cm* liegt, befindet er sich im Alter von 40—50 Jahren bei 30—40 *cm*. Bevor wir auf die Ursache des Herausrückens des Nahepunktes, seine Folgen und die Methode ihrer Beseitigung eingehen, wollen wir uns mit der Frage der Leistung des Akkommodationsmechanismus im allgemeinen beschäftigen. Wir halten uns dabei zunächst an das emmetrope Auge. Nehmen wir an, daß der Nahepunkt sich 10 *cm* vor dem Auge befinde. Es vermag dann die betreffende Person Strahlen, die parallel in das Auge einfallen, d. h. vom Unendlichen kommen, ohne jede Akkommodation auf der Netzhaut zu vereinigen, ist diese doch als die im Brennpunkt der achsenparallelen Strahlen errichtete Brennebene zu betrachten. Ferner werden Strahlen auf der Netzhaut vereinigt, die divergent in das Auge einfallen, und zwar dürfen Objekte, die solche aussenden, dem Auge bis auf 10 *cm* genähert werden. Man nennt das Gebiet, innerhalb dessen Strahlen ohne und mit Akkommodation auf der Netzhaut vereinigt werden können, das Akkommodationsgebiet. Im angenommenen Fall umfaßt es das Gebiet von ∞ bis 10 *cm*.

Es interessiert uns nun die Frage, von welcher Entfernung an der Akkommodationsvorgang einsetzt. Man kann diese durch Berechnung erschließen. Legt man ihr das reduzierte Auge (siehe S. 74) zugrunde, dann ergibt sich der folgende Zusammenhang zwischen Objekt- und Bildweite, d. h. Abstand des Objektes vor dem Auge und Abstand des Bildes von der brechenden Fläche:

Objektweite.	Bildweite.
∞	23·00 *mm*
5·00 *m*	23·06 „
1·00 „	23·30 „
0·25 „	24·30 „

Es liegt nun für das reduzierte Auge der zweite Hauptbrennpunkt etwa 23 *mm* hinter der brechenden Fläche. Dort befindet sich die Netzhaut. Bei einer Annäherung von Objekten bis zu 5 *m* an das Auge fallen die Bilder noch in die Netzhaut. Von da an ist Akkommodation notwendig, um die ohne diese hinter der Retina zur Vereinigung kommenden Strahlen entsprechend stärker zu brechen.

Die optische Leistung unserer Linse, die sogenannte Akkommodationskraft bzw. Akkommodationsbreite, d. h. die Zunahme der Brechkraft des optischen Systems bei maximaler Akkommodation läßt sich durch die Brechkraft jener Konvexlinse zum Ausdruck bringen, die vom Nahepunkt kommende Strahlen achsenparallel macht, d. h. deren Brennpunkt

sich im genannten Punkt befindet. Setzen wir die entsprechende Linse vor das akkommodationslose Auge, dann müssen vom Nahepunkt kommende Strahlen, weil sie ja achsenparallel sind, ohne weiteres auf der Netzhaut vereinigt werden. Wir haben nun schon S. 75 erfahren, daß die Brechkraft einer Linse im reziproken Werte der Brennweite ihren Ausdruck findet. Bleiben wir beim Beispiel der Nahepunktsweite von 10 *cm*, dann wird eine Konvexlinse von 10 *cm* Brennweite vor das akkommodationslose Auge gesetzt bewirken, daß vom Nahepunkt kommende Strahlen auf der Netzhaut vereinigt werden. Die Akkommodationskraft würde somit durch eine Linse von 10 Dioptrien auszudrücken sein. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über das Verhalten der Nahepunktsweite in verschiedenem Alter unter gleichzeitiger Angabe der Akkommodationskraft in Dioptrien[1]).

Alter in Jahren	Entfernung des Nahepunktes vom Auge in *mm*	Akkommodationskraft in Dioptrien
10	70	14
15	80	12
20	100	10
25	120	8·5
30	140	7
35	180	5·5
40	220	4·5
45	280	3·5
50	400	2·5
55	570	1·75
60	1000	1
65	1330	0·75
70	4000	0·25
75	∞	0

Aus der vorstehenden Tabelle ergibt sich, daß der Nahepunkt namentlich vom 45. Lebensjahr ab sehr rasch hinausrückt. Bis dahin macht sich die Zunahme der Nahepunktsweite im praktischen Leben im allgemeinen wenig bemerkbar. Von da ab zeigen sich jedoch Störungen. Um gewöhnlichen Druck lesen zu können, wird er in entsprechender Entfernung vom Auge gehalten. Man bemerkt, wie Personen ihre Zeitung „einstellen". Sie bemerken, daß innerhalb eines bestimmten Abstandes keine klaren Bilder von den Buchstaben zu erhalten sind. Schließlich reichen die Arme nicht mehr aus, um den geeigneten Abstand innezuhalten! Die Presbyopie macht, sobald sie höhere Grade erreicht, eine Korrektur notwendig. Sie wird durch Vorsetzen einer Konvexbrille vorgenommen. Wie aus der obigen Tabelle ersichtlich ist, erlischt etwa mit dem 75. Lebensjahr das Akkommodationsvermögen ganz. Es bestehen übrigens erhebliche individuelle Unterschiede im Fortschreiten der Presbyopie (auch Altersweitsichtigkeit genannt). Auch die Kammertiefe zeigt übrigens mit dem Alter Veränderungen, und zwar im Sinne einer Abnahme[2]).

Wie ist das Hinausrücken des Nahepunktes zu erklären? Der Umstand, daß die mögliche Kontraktionsfähigkeit des Ziliarmuskels für die Erreichung der größtmöglichen Steigerung der Brechkraft gar nicht in

[1]) Vgl. *F. C. Donders:* On the anomalies of accommodation and refraction. London 1864. — [2]) *J. G. Raeder:* Arch. f. Ophthal. **110**. 73 (1922).

Anspruch genommen wird (vgl. S. 114), läßt es zum vorneherein unwahrscheinlich erscheinen, daß eine Abnahme seiner Kraft schuld an der verminderten Akkommodation sein könnte. Man wird ohne weiteres an Veränderungen der Linse denken, insbesondere schon deshalb, weil im Alter auftretende Trübungen in ihr uns verraten, daß ihr Gewebe besonders leicht Zustandsänderungen aufweist. In der Tat sind solche die Ursache der mit dem Alter immer mehr zunehmenden Herabsetzung der Steigerung der Brechkraft beim Akkommodationsvorgang. Einerseits handelt es sich um eine mehr und mehr fortschreitende Annäherung der Brechkraft der äußeren Linsenschichten an diejenige des Kernes, wodurch die Gesamtbrechkraft der Linse gesenkt wird (vgl. hierzu S. 72). Ferner nehmen die elastischen Eigenschaften der Linsenkapsel mehr und mehr ab.

Wir haben uns bisher mit einem Auge beschäftigt, das seinen Fernpunkt im Unendlichen und den Nahepunkt in bestimmter Entfernung vom Auge hat. Nun begegnen wir beim Menschen Refraktionszuständen, die von dem eben geschilderten abweichen. Betrachten wir ganz allgemein Möglichkeiten von „Ametropieen", dann ergeben sich die folgenden: die Brechkraft des optischen Systems ist die gewöhnliche, jedoch befindet sich die Netzhaut nicht im Brennpunkt achsenparallel einfallender Strahlen, sondern vor oder hinter ihm. Wir haben in diesem Falle entweder einen zu kurzen oder einen zu langen Bulbus vor uns. Man spricht von einer Achsenametropie. Der zu kurze Bulbus bedingt die Achsenhyperopie (Übersichtigkeit) und der zu lange die Achsenmyopie (Kurzsichtigkeit). Eine andere Möglichkeit der Ametropie ist eine veränderte Brechkraft des dioptrischen Systems bei normaler Achsenlänge des Bulbus. Zumeist handelt es sich um eine veränderte Krümmung der Hornhaut. Künstlich wird die Brechkraft des Auges herabgesetzt, wenn die Linse aus ihm entfernt wird. Man nennt den linsenlosen Zustand Aphakie. In diesem Falle haben wir als brechende Medien nur noch Hornhaut und Kammerwasser. Bei der ersteren kommt ihre Krümmung und beim letzteren sein Brechungsindex in Betracht. Nehmen wir an, daß nach Entfernung der Linse die Hornhautkrümmung unverändert bleibe, was durchaus nicht immer der Fall zu sein braucht[1]), dann hat das Auge (bei Annahme eines Krümmungsradius von 7·7 *mm* für die Hornhaut) noch eine Brechkraft von 43·05 Dioptrien. Die Hauptpunkte fallen mit dem Hornhautscheitel zusammen. Achsenparallele Strahlen vereinigen sich hinter der Netzhaut. Eine Korrektur dieses Umstandes wird durch eine entsprechende Konvexlinse erreicht. Auf alle Fälle bleibt das Auge ohne die Möglichkeit einer Akkommodation. Selbstverständlich können Achsen- und Brechkraftveränderung kombiniert sein. Außer der erwähnten Krümmungsametropie kann die Brechkraft auch noch durch eine Veränderung des Brechungsindexes von brechenden Medien beeinflußt sein (Indexametropieen).

Uns interessiert am meisten die Achsenametropie, weil sie beim Menschen in einem ganz erheblichen Prozentsatz vorkommt. Am häufigsten ist die Achsenmyopie. In den Abb. 66—68, S. 118, sind die beiden Achsenametropieen der Emmetropie (Abb. 66) gegenübergestellt. Betrachten wir zunächst die Myopie. Achsenparallele Strahlen werden bei Akkommodationsruhe

[1]) Vgl. hierzu *Donders:* On the anomalies of accommodation and refraction of the eye. 334. London 1864. — *B. Treutler:* Zeitschr. f. Augenheilk. 3. 484 (1900); hier findet sich weitere Literatur.

innerhalb des Glaskörpers, somit vor der Netzhaut zusammengebrochen. Das hat zur Folge, daß auf dieser Zerstreuungskreise entstehen. Würde die Akkommodation einsetzen, dann hätte das ein nur noch verschwommeneres Sehen zur Folge, denn es würden sich die Strahlen noch weiter entfernt von der Netzhaut kreuzen. Das akkommodationslose myope Auge kann nur divergente Strahlen auf dieser vereinigen. Je nach der Länge des Bulbus wird der Punkt von dem ausgehende divergente Strahlen auf der Retina zur Vereinigung kommen, verschieden weit vom Auge entfernt sein. Auf alle Fälle liegt der Fernpunkt im Endlichen. Rückt der Lichtpunkt immer näher an das Auge heran, dann erfolgt die Vereinigung der in das Auge einfallenden Strahlen hinter der Netzhaut. Durch Einsetzen der Akkommodation gelingt es, diese früher zusammenzubrechen und auf

Abb. 66.

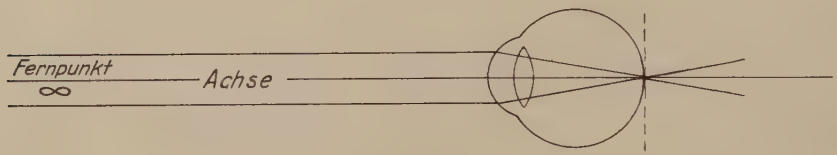


Abb. 67.

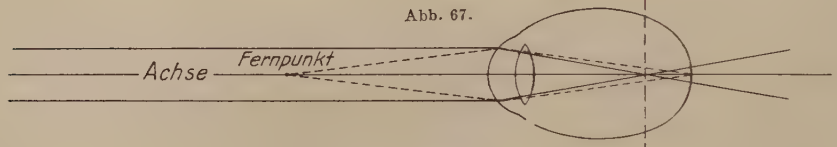
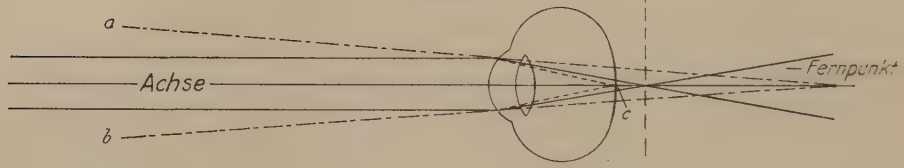


Abb. 68.



der Netzhaut scharfe Bilder zu entwerfen. Schließlich kommt der Punkt, über den hinaus die Akkommodation versagt. Es ist der Nahepunkt erreicht. Er liegt dem Auge um so näher, je größer der Grad der Myopie ist. Es erhellt dies ohne weiteres aus Abb. 67. Es ist nur notwendig, sich den Bulbus mehr oder weniger über die Norm verlängert zu denken. Für die Myopie ist somit charakteristisch, daß der Fernpunkt im Endlichen liegt[1]) (parallele Strahlen können nicht auf der Netzhaut vereinigt werden, sondern nur divergente), und der Nahepunkt sich dem Auge näher befindet als beim emmetropen Auge. Das Akkommodationsgebiet ist gegenüber der Emmetropie eingeschränkt. Erwähnt sei noch, daß die geringeren Grade von Myopie bei manchen Berufen Vorteile gegenüber dem emmetropen Zustand darbieten, und zwar

[1]) Aus der Entfernung des Fernpunktes vom Auge ergibt sich der Grad der Myopie. Befindet er sich 1 *m* vom Auge entfernt, dann beträgt die Myopie 1 Dioptrie. Einer solchen von 5 Dioptrien entspricht ein Abstand des Fernpunktes von 20 *cm* vom Auge.

deshalb, weil der Myope besser imstande ist, Feinheiten zu erkennen als der Emmetrope. Er kann die Objekte dem Auge viel mehr nähern.

Bei der Hyperopie haben wir einen zu kurzen Bulbus vor uns[1]). Parallele Strahlen werden hinter der Netzhaut zusammengebrochen. Sie schneidet den Strahlengang. Es entsteht ein Zerstreuungskreis auf ihr. Noch weiter hinter der Netzhaut treffen sich divergent in das hyperope Auge einfallende Strahlen. Nun kommen in der Natur nur parallele und divergente Strahlen vor, d. h. nur solche, die der Hyperope ohne Akkommodation nicht auf der Netzhaut vereinigen kann. Er vermag akkommodationslos nur konvergente Strahlen auf der Netzhaut zusammenzubrechen. Es liegt der Fernpunkt hinter dem Auge. Seine Entfernung von diesem ergibt den Grad der Hyperopie. Befindet er sich z. B. 10 *cm* hinter dem Auge, dann haben wir es mit einer Hyperopie von 10 Dioptrien zu tun. Der Fernpunkt stellt den Konvergenzpunkt derjenigen Strahlen dar, die nach der Brechung im akkommodationslosen Auge auf der Netzhaut vereinigt werden; vergleiche in Abb. 68 die Strahlen *a* und *b*, die in *c* auf der Netzhaut zusammengebrochen werden. Wird der Ziliarmuskel betätigt, dann gelingt es dem Hyperopen, parallele und ev. auch schwach divergente Strahlen auf der Netzhaut zu vereinigen. Es liegt der Nahepunkt abnorm weit vom Auge entfernt. Will der Hyperope scharf sehen, dann muß er stets akkommodieren. Er kann somit ohne äußere Hilfe in gewissem Umfang ein scharfes Sehen herbeiführen, während der Myope aus „eigener" Kraft zum besseren Erkennen von Objekten nichts beitragen kann, weil die Inanspruchnahme der Akkommodation die Brechkraft erhöht. Das Auge besitzt zu deren Herabsetzung vom akkommodationslosen Zustand aus keine Einrichtung.

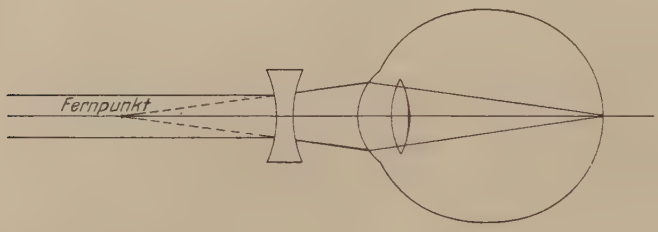
Hervorgehoben sei noch, daß die Akkommodationskraft sowohl bei der Myopie als der Hyperopie ganz normal sein kann. Ferner macht sich jener Zustand der Linse, der beim Emmetropen zur Presbyopie führt, auch bei den genannten Ametropieen geltend. Dabei wird für den Myopen durch das Hinausrücken des Nahepunktes eine Verbesserung des Refraktionszustandes seines Auges eintreten. Bei der Hyperopie dagegen wird er verschlechtert. Der sowieso zu weit abliegende Nahepunkt entfernt sich noch weiter vom Auge.

Die beiden Ametropieen, die wir eben besprochen haben, ergeben vorzügliche Beispiele, um zu prüfen, inwiefern der ganze Mechanismus und die ganze Bedeutung der Akkommodation des Auges richtig erfaßt worden sind, gilt es doch in beiden Fällen, Hilfe zu leisten, und zwar unter Erhaltung der Möglichkeit der Einstellung des Auges auf Gegenstände verschiedener Entfernung vom Auge. Wir wollen das kurz erläutern. Bei der Myopie kann nur ein Zerstreuungsglas, d. h. eine Linse, die einfallende Strahlen divergent austreten läßt, Hilfe bringen (vgl. Abb. 69, S. 120). Es gilt nun, für den einzelnen Fall das geeignete Konkavglas ausfindig zu machen. Es muß in seiner Brechkraft dem Grad der Myopie angepaßt sein. Diesen können wir durch die Bestimmung des Fernpunktes zum Ausdruck bringen (vgl. die Anmerkung S. 118). Je näher er dem Auge liegt, umso

[1]) Das Auge des Neugeborenen ist hyperop. Vgl. *C. Hess:* Die Refraktion und Akkommodation des menschlichen Auges und ihre Anomalien. Leipzig 1902. — *Elschnig:* Z. f. Augenheilkunde. **11**. 10 (1904). — *M. Straub:* Z. f. Physiol. der Sinnesorgane. **25**. 78 (1901); Arch. f. Ophth. **70**. (1). 130 (1909).

größer ist der Grad der Kurzsichtigkeit. Wählen wir ein Konkavglas, das parallele Strahlen so divergent macht, als kämen sie vom Fernpunkt, dann haben wir durch seine Zerstreuungskraft unter Berücksichtigung des Umstandes, daß wir die Linse dem Auge nicht direkt aufsetzen können, vielmehr ein gewisser Abstand bleibt, den Grad der Myopie wiedergegeben. Haben wir ein Auge vor uns, bei dem durch Atropin die Akkommodation ausgeschaltet ist, dann gelingt es leicht, das für den betreffenden Grad von Myopie notwendige Konkavglas festzustellen. Es ist dies dasjenige, mit dem die betreffende Person scharf in die Ferne sehen kann. Verfügt die zu untersuchende Person über ihre Akkommodation, dann ereignet sich folgendes. Mit schwachen Konkavgläsern beginnend wird sie aufgefordert, bestimmte Buchstaben (wir kommen später auf die Feststellung der Sehschärfe noch zurück) in einer Entfernung von 5—6 *m* zu lesen. Sie wird bei einem bestimmten Glase zu erkennen geben, daß das angestrebte Ziel erreicht ist. Geht man nun über diesen Punkt hinweg, und bringt man stärker brechende Konkavgläser vor das Auge, dann vermag die Person

Abb. 69.



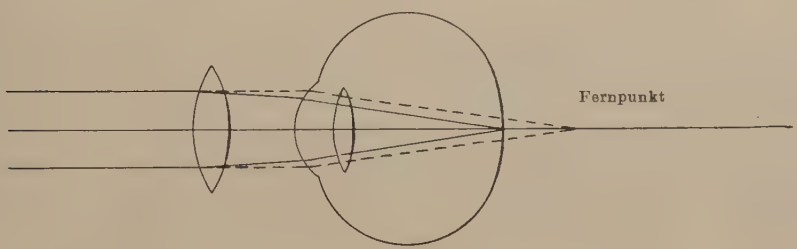
die betreffende Schrift weiterhin gut zu erkennen. Worauf beruht das? Zunächst hat sie mit einem bestimmten Glase akkommodationslos aus der Ferne kommende Strahlen vereinigt. Die vorgehaltene Konkavlinse hat sie gerade soweit divergent gemacht, als kämen sie vom Fernpunkt der Person. Werden die Strahlen noch mehr divergent gemacht, dann werden sie hinter der Netzhaut zusammengebrochen. Nunmehr wird die Person ihre Akkommodation in Tätigkeit setzen und die Strahlen sammeln. Sie erreicht dadurch ein scharfes Bild auf der Netzhaut. Sie wird solange mit stärkeren Konkavgläsern deutlich lesen können, als die Akkommodationskraft ausreicht. Es ist klar, daß es ein ganz grober Fehler wäre, die Myopie mit dem stärksten Konkavglav zu korrigieren, mit dem unter Aufwendung der ganzen Akkommodationsleistung divergente Strahlen eben noch auf der Netzhaut vereinigt werden können, vielmehr ist das schwächste Konkavglas[1]), mit dem ohne jede Akkommodationsanstrengung parallel auf jenes auffallende und divergent aus ihm austretende Strahlen auf der Netzhaut zur Vereinigung kommen, zu verwenden.

Bei der Hyperopie kann natürlich nur eine Sammellinse den Refraktionszustand verbessern. Sie erfordert nicht wie die Myopie in der Regel eine Korrektur. Sie wird im Gegenteil nur in besonderen Fällen

[1]) Wir wollen hier außer acht lassen, daß nicht in jedem Fall von Myopie eine „Vollkorrektur" angebracht ist.

korrigiert. Auch hier kann man den Grad der veränderten Refraktion durch jene Linse zum Ausdruck bringen, die paralleles Licht gerade so konvergent macht, daß das akkommodationslose Auge es auf der Netzhaut vereinigen kann. Jene Linse macht parallele Strahlen zu Fernpunktstrahlen! (Vgl. Abb. 70). Lassen wir auch hier die zu untersuchende Person Objekte betrachten, von deren Punkten praktisch parallele Strahlen ausgehen, dann wird bei einer bestimmten Konvexlinse ein scharfes Erkennen möglich sein. Wir wollen annehmen, wir hätten mit schwachen Sammellinsen begonnen. Gehen wir zu stärker brechenden Linsen über, dann wird das scharfe Sehen bei einer Reihe von solchen gewahrt bleiben, bis dann bei einer bestimmten Sammellinse unscharfes Sehen angegeben wird. Welche Linse ist nun hier die richtige, die am schwächsten brechende, mit der eben gerade scharf in die Ferne gesehen wurde, oder die am stärksten brechende? Ohne Zweifel die letztere! Sie allein gestattet dem Hyperopen ohne jede Akkommodation fern gelegene Gegenstände scharf zu sehen. Jede Abschwächung der Brechkraft dieser Linse bewirkt, daß

Abb. 70.



durch Anspannung der Akkommodation der Ausfall an Sammlung der Strahlen nachgeholt werden muß.

Diese Andeutungen mögen zeigen, von welch grundlegender Bedeutung die Kenntnis der dioptrischen Gesetze und vor allem des Strahlenganges im Auge ist. Wir werden noch oft auf das in den bisherigen Vorlesungen Dargelegte zurückgreifen müssen, um manche Eigentümlichkeiten der Gesichtsempfindungen zu verstehen. Aber nicht nur vom Standpunkt der Erkenntnis des Wesens normaler Funktionen ist die Aufklärung all der im dioptrischen Apparat des Auges vereinigten Einrichtungen von grundlegender Bedeutung, darüber hinaus baut der Arzt auf diesen Fundamenten auf, gilt es doch einerseits all die durch Abweichungen von normalen Verhältnissen bedingten Störungen der Gesichtsempfindungen in ihrer Ursache klar zu stellen und andererseits im Anschluß daran möglichst vollkommene Hilfe zu bringen. Wir konnten bei der ganzen Darstellung vielfach nur an der Oberfläche bleiben, weil das Eindringen in Einzelfragen zum großen Teil zu große Kenntnisse in Mathematik voraussetzt. Wir stehen vor einem Forschungsgebiete, das wie kein zweites ausgebaut und in weitem Ausmaße mit eindeutigen Ergebnissen ausgefüllt ist.

Vorlesung 6.

Lichtsinn und Lichtempfindungen.

(Fortsetzung.)

Die Funktionen der Netzhaut. Nachweis der den Lichtreiz aufnehmenden Netzhautelemente. Objektiv wahrnehmbare Veränderungen in der Netzhaut, die in Zusammenhang mit dem Lichteinfall stehen.

Wir haben nunmehr kennen gelernt, unter welchen Voraussetzungen von Objekten auf der Netzhaut mehr oder weniger scharfe Bilder entworfen werden. Wir wissen, daß ihre Entstehung Vorbedingung für das Zustandekommen der Empfindung des Sehens eines bestimmten Gegenstandes, der sich vor dem Auge befindet, ist. Es sei gleich vorweggenommen, daß wir beim Lichtsinn ein Problem[1]) zu berücksichtigen haben, das uns bei keinem anderen Sinne entgegentritt. Es ist dies die Frage, ob sich bei ihm, wie bei den übrigen Sinnen, ein Zustand der Ruhe und der Tätigkeit oder vielleicht richtiger ausgedrückt, die Einstellung einer Gleichgewichtslage, von der aus dann Veränderungen vor sich gehen können, unterscheiden läßt. Als Beispiel sei der Temperatursinn und die Temperaturempfindung erwähnt. Tauchen wir unsere Hand in Wasser von 20°, dann erscheint uns dieses, je nachdem die Temperatur, in der die Hand sich vorher befand, höher oder niedriger als die Wassertemperatur war, kalt oder warm. Diese Empfindung hält jedoch nicht lange an. Bald haben wir überhaupt keine Temperaturempfindung mehr. Sie wird erneut ausgelöst, wenn eine andere, ausreichend von der eben erwähnten verschiedene Temperatur auf die Haut einwirkt. Wir haben es somit in der Hand, von einem indifferenten Zustand auszugehen und nunmehr Studien über den Einfluß bestimmter Reize auszuführen. Beim Lichtsinn und der Lichtempfindung liegen die Verhältnisse insofern anders, als wir nicht ohne weiteres einen indifferenten Zustand der letzteren anzugeben vermögen. Auf den ersten Blick könnte man das Fehlen des Einfalls von Lichtstrahlen in das Auge als jenes Gleichgewicht ansprechen, von dem wir oben gesprochen haben. Lichteinfall in Schwellenwertshöhe würde dann nach Quantität und Qualität bestimmte Empfindungen auslösen, anschließend an einen entsprechenden Erregungszustand im Reizaufnahmeapparat. Reflektiert ein

---

[1]) Vgl. hierzu *H. v. Helmholtz:* Handbuch der physiol. Optik. 3. Aufl. (herausgegeben von *A. Gullstrand, J. v. Kries* und *W. Nagel*). 2. 109 (1911). Leopold Voß, Hamburg-Leipzig 1911. — *Hering:* Zur Lehre vom Lichtsinn. 4. Mitt. Sitzungsber. der Wiener Akad., math.-physikal. Kl. **69**. März (1874). — *J. v. Kries:* Allgemeine Sinnesphysiologie. F. C. W. Vogel, Leipzig 1923.

Körper gar kein Licht bzw. so wenig, daß die Reizschwelle nicht erreicht wird, dann sagen wir, daß er schwarz sei. Wir haben die Empfindung schwarz. Ist sie anderen Lichtempfindungen, wie weiß, rot, blau usw. gleich zu setzen, oder stellt sie etwas Besonderes dar? Die Beantwortung dieser Frage ist schwierig, handelt es sich doch um etwas objektiv nicht Nachweisbares, vielmehr nur subjektiv Vorhandenes. Nun kommen Seheindrücke uns ganz allgemein nicht als bestimmte Zustände irgend einer Stelle unseres Körpers zum Bewußtsein, vielmehr objektivieren wir sie als Beschaffenheiten äußerer, gesehener Gegenstände. Wir empfinden nicht nur schwarz, sondern wir sehen schwarz, wie denn überhaupt jede Erinnerung an einen Gesichtseindruck immer mit einer Projektion nach außen und einer Objektivierung in Gestalt der Beschaffenheit jenes Objektes verbunden ist, das wir uns vorstellen. Jede Erregung der in Frage kommenden zentralen Stellen, mag diese nun durch Erregungszuleitung von der Peripherie — der Netzhaut — aus bedingt sein oder zentrale Ursachen haben, wird automatisch mit der entsprechenden Empfindung verknüpft, und diese macht sich in der eben erwähnten Weise geltend. Dieser Besonderheit der Lichtempfindung müssen wir stets eingedenk sein, wenn wir Ergebnisse auf dem Gebiete ihrer Erforschung deuten wollen. Sobald wir in das Gebiet der Empfindungen eindringen, verlassen wir zur Zeit den Boden jenes Wissensgebietes, das wir mit Methoden der naturwissenschaftlichen Forschung — wenigstens zum Teil — erfassen können. Schon der Befund, daß je nach den vorhandenen Umständen verschieden „empfunden" wird, gibt zu denken. Haben wir Gegenstände vor uns, die zum Teil viel Licht reflektieren, zum Teil wenig und zum Teil nur sehr geringe Mengen, dann haben wir die Empfindung eines hellen Gegenstandes, eines dunkleren und im letzteren Falle eines schwarzen. Wir sträuben uns, anzuerkennen, daß der Empfindung schwarz „nichts" entsprechen soll. Es erscheint uns „schwarz" als eine positive Empfindung. Wir hätten in diesem Falle, ohne daß von außen energetische Vorgänge auf die Netzhaut einwirken, d. h. ohne äußeren Reiz, eine bestimmte Empfindung. Gehen wir von einem erleuchteten Raum in einen vollständig dunkeln, dann haben wir die Empfindung von etwas „Negativem". Taucht irgendwo in der Dunkelheit ein Lichtpunkt auf, dann empfinden wir den durch die von ihm ausgehenden Strahlen ausgelösten Reiz als etwas, das im Gegensatz zu dem vorhergehenden Zustand steht. Man wird bei Anstellung der letzteren Beobachtungen eher geneigt sein, schwarz bzw. dunkel als einen indifferenten Zustand anzuerkennen, als dann, wenn wir weiß, rot, grün usw. und schwarz direkt in ihrem Empfindungswerte zu vergleichen suchen.

Es gibt noch andere Beobachtungen, die ganz offenbar mit dem Umstand in Zusammenhang stehen, daß in der Netzhaut oder im Empfindungszentrum[1]) bzw. an beiden Stellen auch dann Veränderungen vor sich gehen, wenn kein Lichteinfall in das Auge stattfindet. Schließt man z. B. die Augen, und betrachtet man das dunkle Gesichtsbild aufmerksam, dann bemerkt man nach dem Abklingen etwaiger Nachbilder von vorher gesehenen äußeren Objekten ein unregelmäßiges, schwach beleuchtetes

[1]) Auch Personen, deren Augen entfernt sind, bzw. bei denen die Netzhaut funktionsunfähig ist, berichten von solchen subjektiven Lichterscheinungen.

Feld mit mannigfach sich wandelnden Lichtflecken. Es herrscht große Mannigfaltigkeit in den zum Vorschein kommenden Erscheinungen. Jede Veränderung der Akkommodation, ferner Bewegungen der Augen und der Lider sind von Einfluß auf sie. *Helmholtz* hat die ganze Erscheinung des „Lichtchaos" bzw. des „Lichtstaubes" des dunklen Gesichtsfeldes Eigenlicht der Netzhaut genannt[1]).

Wir haben mit voller Absicht das eben erwähnte Problem der Schwarzempfindung an die Spitze unserer Erörterung der Funktionen der Netzhaut gestellt. Seine, wenn auch nur flüchtige Aufrollung soll dartun, welch große Schwierigkeiten sich einstweilen noch vor uns auftun, sobald wir Sinnesempfindungen analysieren wollen, und doch sind sie für das Studium aller Einzelheiten der Sinnesfunktionen von ausschlaggebender Bedeutung und wegleitend, stellen sie doch den Erfolg der Erregung von Sinneszellen durch bestimmte Reize dar.

Es muß unser Bestreben sein, bei der Betrachtung der Funktionen der Sinnesorgane mit den ihnen zugeteilten Vorrichtungen soweit als möglich Erscheinungen zu erfassen, die objektiv feststellbar sind. Die erste Frage, die uns bei der Erforschung der Funktionen der Netzhaut entgegentritt, ist die nach denjenigen ihrer Elemente, für die Lichtenergie jenen Reiz bedeutet, in dessen Gefolge eine zentralwärts geleitete Erregung den Empfindungsvorgang zur Auslösung bringt. Nun gibt es in der Netzhaut vor allem zwei Stellen, die wir S. 48 und 49 schon hervorgehoben haben, und die durch einen von ihrer sonstigen allgemeinen Struktur völlig abweichenden Bau ausgezeichnet sind. Es sind dies: die Austrittsstelle des N. opticus und die Fovea centralis. Der ersteren sind von allen Schichten der Retina nur Nervenfasern eigen. Die letztere besteht im wesentlichen nur aus Zapfenzellen. Es steht nun fest, daß wir jedes Mal dann, wenn wir ein Objekt scharf sehen wollen, die beiden Bulbi durch assoziierte Bewegungen mittels der äußeren Augenmuskeln so einstellen, daß sein Bild auf die Fovea centralis fällt. Man hat sie infolgedessen auch als den Ort des schärfsten Sehens im Auge bezeichnet. Schon allein dieser Umstand weist darauf hin, daß den Zapfenzellen die Funktion, auf Lichtenergie zu reagieren, zukommt. Da nun auch von Stellen der Netzhaut aus, an denen die Zapfenzellen gegenüber den Stäbchenzellen stark zurücktreten, Lichtempfindungen ausgelöst werden können, und diese letzteren außerdem einen sehr ähnlichen Bau wie die ersteren haben, ist es naheliegend das Neuroepithel in seiner Gesamtheit als das Sinnesepithel des Auges anzusprechen. Hinter ihm befindet sich Pigmentepithel, das verhindert, daß Lichtstrahlen weiter im Bulbusgewebe vordringen können.

Es bleibt noch die Frage, ob nicht außer dem Sinnesepithel auch die marklosen Optikusfasern durch Lichtenergie direkt erregbar sind. Es ist dies, wie der folgende Versuch eindeutig beweist, nicht der Fall[2]). Entwirft man auf der Netzhaut z. B. von einer

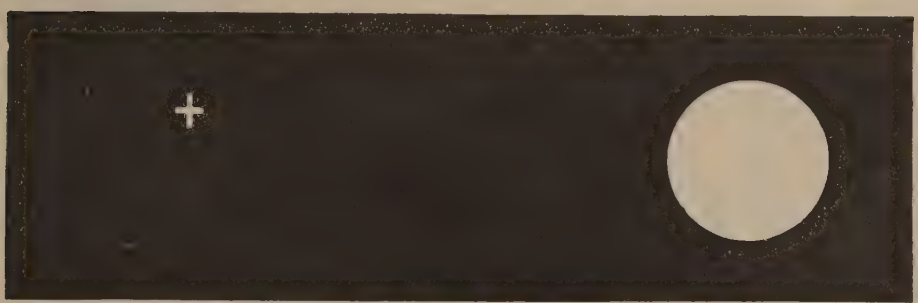
---

[1]) Vgl. hierzu auch *W. v. Goethe:* Farbenlehre. Abt. I., § 96. — *J. Müller:* Phantastische Gesichtserscheinungen. Koblenz 1826. — *Purkinje:* Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne. **1.** 78, 126, 136 (1819); **2.** 115 (1825). — [2]) *Donders:* Onderzoekingen gedaan in het physiol. Laborat. der Utrechtsche Hoogeschool. **6.** 134 (1852). — Vgl. auch *Coccius:* Über Glaukom, Entzündung und die Autopsie mit dem Augenspiegel. Leipzig 1859.

kleinen, entfernt stehenden Flamme ein Bild, das kleiner als der Durchmesser der Sehnervenpapille ist, dann wird keine Lichtempfindung ausgelöst, sobald das Flammenbildchen ausschließlich auf diese fällt. Sobald jedoch Teile der Netzhaut getroffen werden, die Neuroepithel besitzen, erfolgt Auslösung einer Lichtempfindung.

Ein weiterer Beweis dafür, daß die Stelle des Sehnervenaustrittes durch Lichtenergie nicht erregt werden kann, liefert die folgende Beobachtung[1]). Wird das Kreuz in Abbildung 71 bei horizontaler Lage derselben mit dem rechten Auge bei geschlossenem linken in einer Entfernung von etwa 25 *cm* fixiert, dann verschwindet der weiße Kreis, und es entsteht der Eindruck, als wäre außer dem weißen Kreuz die ganze Fläche schwarz. Ist der Kreis schwarz und die Umgebung weiß, dann tritt im Augenblick seines Verschwindens der Eindruck einer lückenlosen weißen Fläche auf. Ist die Nachbarschaft des Kreises farbig, dann macht sich die betreffende Farbe geltend. Hat man es durch Einhaltung des richtigen Abstandes von der Abbildung erreicht, daß der Kreis verschwunden ist, dann wird jede

Abb. 71.



Annäherung oder Entfernung des Auges von der Abbildung unter Fortdauer der Fixation des Kreuzes zur Folge haben, daß er wieder vom Rande her in Erscheinung tritt.

Das Verschwinden des Kreises bedeutet ohne Zweifel, daß es im Augenhintergrund eine Stelle geben muß, von der aus keine Lichtempfindung ausgelöst wird, die also blind ist. Die ganze Anordnung des geschilderten Versuches ist so getroffen, daß das Bild des Kreises auf die Sehnerveneintrittsstelle fällt. Beim Fixieren des Kreuzes stellen wir nämlich das Auge so ein, daß dieses in der Fovea centralis abgebildet wird. Ein in einem bestimmten Abstand temporalwärts vom fixierten Kreuz gelegenes zweites Objekt (der Kreis in unserem Falle) kommt dann auf der nasalwärts von der Stelle des schärfsten Sehens befindlichen Papilla nervi optici zur Abbildung. (Vgl. die Abb. 72, S. 126, in der *a* den fixierten Punkt und *c* das in der Fovea entworfene Bild von *a* darstellt. Dasjenige von Punkt *b* fällt nach *p* auf die Papille.) Es läßt sich leicht berechnen, in welchem Abstand in dem geschilderten Versuche das Bild des Kreuzes und des Kreises auf der Netzhaut liegen. Es entspricht (etwa 4 *mm*) der Entfernung zwischen

[1]) *Mariotte:* Oeuvres. 496. 1668; Mém. de l'acad. de Paris. 1669 und 1682.

Fovea und Papille. Man hat die genannte Stelle im Auge, von der aus keine Lichtempfindungen auslösbar sind, blinder Fleck genannt.

Helmholtz hat auf die folgende Weise den blinden Fleck seines rechten Auges aufgezeichnet. Er fixierte, wie in dem oben geschilderten Versuch, ein Kreuz mit dem rechten Auge (bei geschlossenem linken Auge). Nunmehr führte er die in Tinte getauchte Spitze einer weißen bzw. hellen Feder in die Projektion des blinden Fleckes hinein. Es verschwand dann die schwarze Spitze. Jetzt schob er sie vorsichtig von dessen Mittelpunkt in verschiedenen Richtungen gegen die Peripherie des Fleckes vor und bezeichnete jedesmal den Punkt, an dem sie eben sichtbar wurde. Wie aus der Abb. 73 ersichtlich ist, hat der blinde Fleck die Gestalt einer unregelmäßigen Ellipse. Die Fortsätze in der Projektion des

Abb. 72.

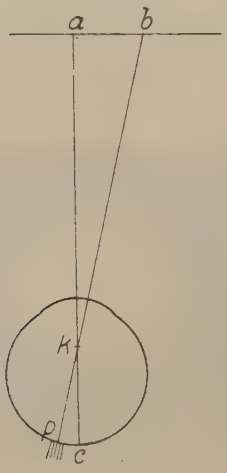


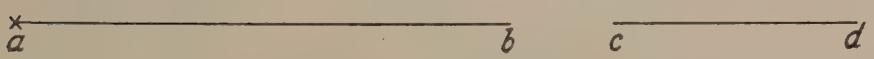
Abb. 73.

blinden Fleckes auf das Papier bedeuten Abgangsstellen von Ästen der Arteria centralis retinae.

Warum sehen wir im allgemeinen dann, wenn von einem Objekt Strahlen auf den blinden Fleck auffallen, keine Lücke, vielmehr eine lückenlose Fortsetzung der Umgebung, d. h. warum projizieren wir eine zusammenhängende Objektivierung des gesehenen Gegenstandes nach außen? Wir müssen bei der Beantwortung dieser Frage davon ausgehen, daß für das Zustandekommen einer bestimmten Empfindung, die zu einer entsprechenden Wahrnehmung führt, der zentrale Vorgang maßgebend ist. Wir empfinden Temperatureinwirkungen auf die Haut auch nicht entsprechend der Verteilung der in Frage kommenden Reizaufnahmestellen in punktförmiger Verteilung, vielmehr flächenhaft. Am Rande der Sehnervenpapille hört jede Vermittlung einer Empfindung auf. Die einander diametral gegenüberliegenden Stellen des Randbezirkes des blinden Fleckes, von denen aus noch eine Erregung ausgelöst wird, erscheinen zentral benachbart und rufen den geschilderten kontinuierlichen Eindruck hervor. Besonders schön zeigt dies der in Abb. 74 wiedergegebene Versuch. Man fixiere den Punkt *a* unter den gleichen Bedingungen, wie in Abb. 71, S. 125, das Kreuz. Es erscheint dann die Linie *a d* als ununterbrochene Gerade. Die Lücke *b* bis *c* wird gewissermaßen überbrückt. Der Ausfall des eben geschilderten Versuches hat zu der Vorstellung geführt, daß der blinde Fleck deshalb nicht als Lücke im Gesichtsfeld wahrgenommen werde, weil die von Sinnesepithel der unmittelbaren Umgebung der Papille vermittelten Empfindungen in der Projektion nach außen verschmelzen sollten,

und zwar so, daß im gewählten Beispiel (Abb. 74), die *b* und *c* in der kortikalen Sehsphäre vertretenden Elemente in ihrer Funktion unmittelbar verknüpft sind, d. h. mit anderen Worten, die Papilla nervi optici ist zentral nicht vertreten[1]). Gegen diese Annahme spricht, daß unter geeigneten Bedingungen der blinde Fleck gesehen werden kann[2]). Da dies nicht durch eine von der Sehnervenpapille ausgehende Erregung bedingt sein kann, so ist an die Möglichkeit gedacht worden, daß durch zentrale Erregungsvorgänge, die von korrespondierenden Stellen der Netzhaut des anderen Auges ausgehen, eine entsprechende Projektion in das Gesichtsfeld des Auges, dem der blinde Fleck als dunkle Scheibe auf hellem Grund (bzw. helle Scheibe auf dunklem Grund im Nachbild) erscheint, hervorgerufen wird[3]). Der Umstand jedoch, daß unter bestimmten Bedingungen beide blinden Flecke zugleich sichtbar werden können[4]), bereitet dieser Erklärung der ganzen Erscheinung Schwierigkeiten. Vielleicht spielen Irradiationen (zentrale Ausbreitung von Erregungen auf Nachbarteile) und Kontrasterscheinungen eine Rolle[5]). Sehr interessant ist die Beobachtung, daß auch dann, wenn in der Netzhaut an anderen Stellen infolge von Veränderungen die Funktion der Reizaufnahme verloren gegangen ist, im Gesichtsfeld eine Ausfüllung von der Umgebung her stattfindet[6]).

Abb. 74.



Die tägliche Erfahrung zeigt, daß das Vorhandensein des blinden Fleckes zu keinen Störungen beim Sehen führt. An und für sich wäre es denkbar, daß das Vorhandensein einer blinden Stelle im Augenhintergrund immer dann in Form eines durch Überdeckung von der Umgebung her aufgefüllten Ausfalles in Erscheinung treten könnte, wenn ein Teil des auf der Netzhaut entworfenen Bildes auf die Sehnervenpapille fällt. Nun besitzen wir jedoch zwei Augen, die unmittelbar zusammenarbeiten. Die Lage der Fovea centralis und der Papilla nervi optici ist

---

[1]) Vgl. hierzu *v. Wittich:* Arch. f. Ophthalm. **9**. (3). 1 (1863). — *M. Woinow:* Arch. f. Ophthalm. **15**. (2) (1869). — *Ferree* und *Rand:* Americ. j. of physiol. **29**. 398 (1912); vgl. auch *H. Werner: Pflügers* Arch. **153**. 475 (1913). — [2]) Schon *Purkinje* (Beiträge zur Kenntnis des Sehens in subjektiver Hinsicht. Prag 1819) beschreibt ein Phänomen, das mit dem Sichtbarwerden der Stelle des blinden Fleckes zusammenhängt. Er sah bei lebhaften Bewegungen der Augen im Dunkeln zwei helle Ringe aufblitzen. Ist das Gesichtsfeld erleuchtet, dann erscheint der vom blinden Fleck umschlossene Raum auf weißem Grunde grau, auf rotem (bei Beleuchtung durch die geschlossenen Augenlider hindurch) dunkelblau. Vgl. hierzu auch *Aubert:* Physiologie der Netzhaut. 1865. — *H. v. Helmholtz:* Physiol. Optik. 2. Aufl. 1896. — [3]) Vgl. hierzu u. a. *Volkmann:* Verhandl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-physik. Kl. **1**. 27 (1853). — *A. Brückner: Pflügers* Arch. **136**. 610 (1910); **142**. 241 (1911). — *Köllner:* Arch. f. Augenhlk. **71**. 306 (1912); **76**. 153 (1914). — *F. Nußbaum:* Arch. f. Augenhlk. **87**. 142 (1921). — [4]) Vgl. *A. Brückner: Pflügers* Arch. **136**. 610 (1910); **142**. 241 (1911); vgl. auch Z. f. Augenheilkunde. **38**. 1 (1917); Schweiz. med. Wschr. **55**. 248 (1925). — [5]) Vgl. hierzu auch *A. v. Tschermak:* Ergebnisse d. Physiol. (herausgegeben von *Asher* und *Spiro*). II_2. 726 (1903). — Vgl. vor allem ebenda. **24**. 330 (1925). Hier findet sich ein sehr interessanter Erklärungsversuch für die Unmerklichkeit des blinden Fleckes. (S. 361 ff.); ferner ist die Literatur vollständig wiedergegeben. — [6]) Vgl. u. a. *W. Fuchs:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Abt. 1. **86**. 1 (1921).

in diesen so angeordnet, daß es nicht vorkommen kann, daß das Bild eines Objektes gleichzeitig auf den blinden Fleck beider Augen fällt. Auch dann, wenn wir mit einem Auge ein Objekt betrachten, kommt der blinde Fleck nur unter besonderen Bedingungen zur Geltung. Wir haben sie bei der Besprechung der durch Abb. 71 und 74 dargestellten Versuche kennen gelernt. Im allgemeinen schenken wir nicht, wie es bei den erwähnten Versuchen notwendig ist, zwei Objekten (Kreuz und Scheibe, bzw. Kreuz und Lücke) zugleich unsere Aufmerksamkeit. Endlich erkennen wir Objekte nur dann ganz scharf, wenn die Abbildung in der Macula lutea-Gegend erfolgt, während das „periphere" Sehen, d. h. das Sehen bei Abbildung von Objektiven in der Peripherie der Netzhaut weniger scharf ist, und daher auch entsprechend der weniger eindrucksvollen Empfindung eine abgeschwächte Wahrnehmung zur Folge hat.

Wir kennen nun noch eine entoptische Erscheinung, die frühzeitig zur Feststellung der Lichtreize aufnehmenden Anteile der Netzhaut Verwendung gefunden hat[1]). Läßt man, während das Auge geradeaus starrt, konzentriertes, starkes Licht auf die Sklera fallen, am besten so, daß auf dieser ein möglichst lichtstarkes Bildchen von der Lichtquelle entsteht, oder wird eine Kerzenflamme seitlich in geringer Entfernung vor dem Auge hin und her bewegt, dann taucht im Gesichtsfeld eine zunächst überraschende Erscheinung auf[2]). Am besten wird der Blick bei der Ausführung des genannten Versuches auf eine dunkle Fläche gerichtet. Es wird ferner das ganze Phänomen ausgeprägter, wenn man die Lichtquelle hin und her bewegt. Geschieht das nicht, dann verschwindet es bald. Man erkennt dann auf braungelbem Untergrund ein baumförmig verästeltes Netz von dunkeln Streifen (vgl. Taf. III). Bewegt man die erleuchtete Stelle auf der Sklera hin und her, dann bewegt sich der „Baum" mit seinen Ästen in der gleichen Richtung.

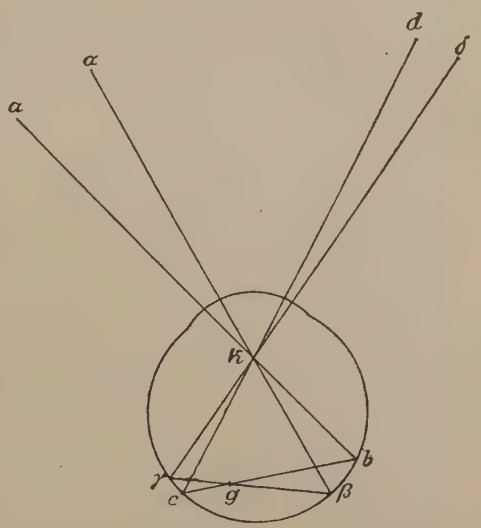
Das, was wir in das Gesichtsfeld hinausprojizieren, ist die Schattenfigur der Gefäße der Retina. Unter geeigneten Bedingungen können wir die Sehnervenaustrittsstelle erkennen, und zwar daran, daß von einer Stelle im Gesichtsfeld die Schatten großer Netzhautgefäße ausstrahlen. Schließlich hebt sich auch die Gegend der Macula lutea ab[3]). Man erkennt im Schattenbild eine schattenlose Stelle, zu der von allen Seiten, kleinen

---

[1]) *Purkinje:* Beiträge zur Kenntnis des Sehens. 89 (1819); Neue Beiträge. 115 (1825). — [2]) *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **1**. 182. — [3]) Besonders deutlich läßt sich die Macula lutea-Gegend bei Anwendung von Licht erkennen, das in der Hauptsache aus blauen Strahlen besteht. Vgl. hierzu *J. C. Maxwell:* Athenäum. 1093 (1856). — *A. Gullstrand:* Arch. f. Ophthal. **62**. 1 (1906); **66**. 141 (1907). — *F. Dimmer:* Ebenda. **65**. 486 (1907). — Über weitere entoptische Erscheinungen vgl. *Tscherning:* Optique physiologique. 43. Paris 1898. — *O. Becker:* Wiener med. Wschr. 670. 684 (1860). — *Beer: Poggendorff*'s Annalen. **84**. 518 (1851); 88. 595 (1853). — *A. Druault:* Arch. d'ophthalm. **18**. 313 (1898). — *H. Salomonsohn:* Arch. f. Physiol. 187 (1898). — *E. Lampis:* Arch. di ottalmol. **30**. 330, 364, 402, 461, 530, 585 (1923). — Vgl. ferner über entoptische Erscheinungen unter dem Einfluß von polarisiertem Licht: *W. Haidinger: Poggendorff*'s Annalen. **67**. 435 (1846); **68**. 73, 305 (1846); **85**. 350 (1850); **93**. 318 (1854); **96**. 314 (1854). — *A. Gullstrand:* Arch. f. Ophthalm. **62**. 20 (1906). — Über Lichtempfindungen nach inadäquater Reizung des Sehorgans vgl. z. B. *P. Grützner: Pflügers* Arch. **121**. 298 (1908). — *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. 3. Aufl. **2**. 7 ff. — Insbesondere über das Akkommodationsphosphen: *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **2**, 10. — Folgen elektrischer Reizung: *G. E. Müller:* Z. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane. **14**. 329 (1899). — *A. Brückner* und *R. Kirsch:* Z. f. Sinnesphysiol. **47**. 46 (1913).

Netzhautgefäßen entsprechend, feine Schattenstreifen verlaufen. Zur Erklärung[1]) der ganzen Erscheinung müssen wir von der Tatsache ausgehen, daß wir die Gefäßschatten nicht an die Stelle der Lichtquelle bzw. in deren unmittelbare Umgebung hinprojizieren, vielmehr erblicken wir sie in einiger Entfernung von ihr. Es können somit nicht die von ihr direkt einfallenden Strahlen die Schatten werfen, vielmehr sind es jene, die vom Netzhautbild der Lichtquelle aus nach allen Richtungen hin zerstreut werden. Es erhellt das ohne weiteres aus Abb. 75. Es bedeute a die Lage der Lichtquelle. Ziehen wir von dem Punkte a durch den Knotenpunkt k des Auges den Richtungsstrahl akb, dann erhalten wir die Lage des Bildpunktes b in der Netzhaut. In g befinde sich ein Netzhautgefäß. Es wirft dann der Strahl bg einen Schatten auf die weiter nach außen gelegene Netzhautschicht c. Nun verlegen wir, wie wiederholt betont, alle Wahrnehmungen in das Gesichtsfeld hinaus. Infolgedessen sehen wir den erwähnten Schatten c in diesem in der Richtung ck bei d. Wird die Lichtquelle nach α verlegt, dann wandert der Gefäßschatten im Gesichtsfeld in der gleichen Richtung nach δ, und zwar deshalb, weil das Netzhautbild des Schattens von g und c sich nach γ bewegt.

Abb. 75.



Zunächst geht aus der geschilderten Beobachtung klar hervor, daß derjenige Anteil der Netzhaut, der durch Lichtstrahlen erregt wird, sich nach außen von den Netzhautgefäßen befinden muß, denn sonst könnten nicht Schatten von ihnen, die in der erwähnten Weise entworfen werden, zur Wahrnehmung kommen. *Heinrich Müller*[2]) hat unter Berücksichtigung der Lichtverschiebung (in Abb. 75 von a nach α), der Scheinverschiebung der entsprechenden Schattenbilder ($d\,\delta$) und den optischen Eigenschaften des Auges den Abstand der Netzhautgefäße von der für Lichtenergie erregbaren Schicht gemessen. Er fand ihn zu 0·17—0·32 *mm*. Nach anatomischen Messungen befinden sich die einzelnen Netzhautgefäße etwa 0·2—0·5 *mm* von der Neuroepithelschicht entfernt. Es stimmen somit die berechneten und die durch die direkte Messung erhaltenen Werte gut zu der Annahme, daß das erwähnte Epithel als Reizort des Auges zu gelten hat.

Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, daß auch dann, wenn das Licht in gleichmäßiger Verteilung durch die Pupille in das Auge fällt,

[1]) *Heinrich Müller:* Verhandl. der physikal.-med. Gesellsch. zu Würzburg. **4**. 100; **5**. Lief. 3 (1853); **5**. 411 (1854). — [2]) *H. Müller:* Verhandl. d. physikal.-med. Gesellsch. zu Würzburg 1855. — Vgl. auch *König* u. *Zumft:* Ber. d. preuß. Akad. d. Wissensch., 439 (1894).

nicht alle Anteile der Netzhaut in genau der gleichen Weise von Lichtstrahlen getroffen werden, denn das Vorhandensein der Blutgefäße in ihr muß sich physikalisch auswirken. Nun treten, wie die Erfahrung zeigt, beim gewöhnlichen Sehen keine Gefäßschattenbilder auf. Es sind offenbar mehrere Momente, die das verhindern. Zunächst bewirkt der Umstand, daß die Beleuchtung der Netzhaut von allen Punkten der Pupillenfläche aus erfolgt, daß sich kein Kernschatten bilden kann. Ferner sind die entstehenden Halbschatten der Gefäße schwach. Endlich dürfte das Hauptmoment das sein, daß jene stets auf dieselben Stellen der Netzhaut fallen. Es hat nun offenbar ein Ausgleich in der Erregbarkeit gewohnheitsgemäß beschatteter und nicht beschatteter Netzhautstellen stattgefunden, und zwar in dem Sinne, daß die ersteren durch entsprechend geringere Reize ebenso stark erregt werden, wie die letzteren durch den nicht durch Schattenbildung beeinflußten Lichtreiz. Wird jedoch, wie es bei dem oben beschriebenen Versuch der Fall ist, Licht in ganz ungewohnter Richtung und dazu noch in besonderer Stärke und auf ein mehr oder weniger schmales Lichtbündel begrenzt, in das Auge geworfen, dann fallen die relativ starken Schatten auf Stellen der Netzhaut, die sonst nicht beschattet werden, während umgekehrt jene Teile, auf denen sonst Schatten liegen, nun frei von solchen sind. Interessant ist, daß dann — wie S. 128 schon angeführt —, wenn die ungewohnte Schattenbildung auf die gleichen Stellen der Netzhaut beschränkt bleibt — bei feststehender Lichtquelle —, die Gefäßschattenfigur bald verschwindet und erst wieder zum Vorschein kommt, wenn durch Verschiebung des leuchtenden Objektes andere Teile der Netzhaut beschattet werden. Es geht aus dieser Beobachtung hervor, daß offenbar recht bald eine Adaptation an die Beschattung eintritt. In diesem Sinne ist wahrscheinlich auch die Beobachtung zu deuten, daß die Gefäßschattenfigur gelegentlich auch dann beobachtet worden ist, wenn beim Aufwachen gegen die helle Zimmerdecke gesehen wurde. Offenbar ist im ausgeruhten Auge die Adaptation an gewohnheitsgemäß beschattete und nicht beschattete Stellen noch nicht vorhanden. Sie ergibt sich rasch, nachdem Licht durch die Pupille eingefallen ist.

In diesem Zusammenhange wollen wir noch der Beobachtung gedenken, daß, wenn man starr nach dem hellen Himmel hinsieht, im Gesichtsfeld helle, von einer Kontur umgebene, kleine, rundliche Körperchen in Erscheinung treten[1]). Man hat den Eindruck, daß sie sich in unregelmäßigen Bahnen bewegen, unter Umständen verschwinden und wieder auftreten, um dann schließlich ganz aus dem Gesichtsfeld auszuscheiden. Besonders deutlich wird die geschilderte Erscheinung, wenn man durch ein blaues Glas sieht. Es steht nicht genau fest, wodurch sie bedingt ist. Die einen Forscher nehmen an, daß sie durch Schatten von roten Blutkörperchen, die in den Netzhautkapillaren kreisen, hervorgerufen wird, wieder andere sind der Ansicht, daß diese wie kleine Linsen wirken und Licht auf die Neuroepithelschicht konzentrieren. *Helmholtz* glaubt, daß die ganze Erscheinung durch das Festklemmen von Blutkörperchen in engeren Gefäßchen bedingt ist. Es kommt dann vor einem solchen zu einer relativ leeren Stelle, während hinter ihm das Blut sich staut. Sicher fest steht,

[1]) Vgl. hierzu *Vierordt:* Archiv f. physiol. Heilkunde. Heft 2 (1856). — *G. Abelsdorff* u. *W. A. Nagel:* Z. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorg. **34**. 291 (1904). — *A. Bühler:* Pflügers Arch. **165**. 150 (1916). — *J. Gescher:* Arch. f. Augenheilk. **96**. 419 (1925).

daß das ganze Phänomen etwas mit dem Blutkreislauf in der Retina zu tun hat[1]).

Überblicken wir alles das, was wir bis jetzt über den möglichen Ort der Reizaufnahme in der Netzhaut kennen gelernt haben, dann ergibt sich, daß alles dafür spricht, daß nur eine Schicht in Frage kommen kann, die in ihrer Außenseite — benachbart der Chorioidea — liegt. Es verbleiben das Neuroepithel[2]) und das Pigmentepithel. Der Umstand, daß auch heute noch darüber diskutiert wird, welcher von diesen beiden Zellenarten die Funktion zufällt, die Lichtenergie in eine Form zu verwandeln, die alle jene Auswirkungen nach sich zieht, die wir allgemein als Erregung und im besonderen als Empfindung bezeichnen, beweist, daß uns das Wesen der Reizentstehung nicht bekannt ist, wir würden sonst ganz gewisse enge Beziehungen zu Zellvorgängen kennen, die an bestimmte Zellstrukturen und -inhaltsstoffe gebunden sind. Aus dieser Kenntnis heraus ließe sich dann mit Bestimmtheit beurteilen, welche Zellart für die Reizauslösung in Betracht kommt. Nun sind wir an und für sich geneigt, das Neuroepithel als Sinnesepithel anzusprechen, weil sein ganzes Aussehen und seine Beziehungen zu Ganglienzellen der Retina und wiederum deren Zusammenhänge mit Nervenbahnen, die zu jenen Stellen im Zentralnervensystem hinführen, von denen uns bekannt ist, daß sie mit dem Sehvorgang in Beziehung stehen, ohne weiteres auf die erwähnte Funktion hinweisen, während das Pigmentepithel keinen solchen direkten Anschluß an jene Bahnen besitzt. Nach allen unseren Kenntnissen kommt das Pigmentepithel als Reiz empfangendes System nicht in Frage, wohl aber besteht die Möglichkeit einer irgendwie gearteten Zusammenarbeit mit dem Neuroepithel. Der Umstand, daß es ein starkes Absorptionsvermögen für Lichtstrahlen besitzt, kann einzig und allein die Bedeutung einer starken Einschränkung der Lichtreflexion haben, die das Zustandekommen scharfer Bilder auf der Netzhaut stören würde. Es ist aber auch denkbar, daß darüber hinaus die aufgenommene Energie in spezifischer Weise umgewandelt wird, und dadurch der ganze Reizvorgang im Neuroepithel zur Einleitung kommt.

Fragen wir uns, weshalb Zweifel auftauchen konnten, ob dem Neuroepithel die Reizaufnahmefunktion zukommt, so stoßen wir auf ein Gebiet von außerordentlich großer Bedeutung. Es ist dies die Frage nach dem Auflösungsvermögen des Auges bzw. der Sehschärfe. Unter dem ersteren verstehen wir die Fähigkeit eines optischen Systems von getrennten Objektpunkten getrennte Bildpunkte zu liefern. Es ist um so größer, je näher zwei Objektpunkte bei gleichzeitig getrennter Abbildung zusammenrücken können. Bei dem Versuche der Beantwortung der Frage nach dem Autlösungsvermögen des Auges stieß man sehr bald auf Befunde, die zeigten, daß sie sich nicht einheitlich beantworten läßt. Die Sehschärfe ist in der Fovea centralis am größten. Sie nimmt in der Macula lutea gegen ihre Grenze zu ab, um dann nach der Peri-

---

[1]) Weitere subjektive Beobacht. üb. die Netzhautdurchblutung siehe bei *U. Ebbecke: Pflügers* Arch. **186**. 221 (1921). — [2]) *A. Kölliker* [Sitzungsber. der physik.-med. Ges. zu Würzburg. 16 (1852); Verhandl. **3**. 336 (1852)] u. *Heinrich Müller* [Ebenda. 16 (1852); Verhandl. **3**. 336 (1852)] waren wohl die ersten, die die Stäbchen- und Zapfenzellen als „eigentlich lichtempfindenden Teil der Retina" angesprochen haben. — Vgl. hierzu *Heinrich Müllers* gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. Herausgegeben von *O. Becker:* Engelmann, Leipzig 1872.

pherie der Netzhaut hin besonders stark abzufallen. An der Ora serrata ist die Sehschärfe am geringsten.

In Abb. 76[1]) ist in Gestalt eines Diagrammes das Verhalten der Sehschärfe im Horizontalschnitt des Auges auf der temporalen und nasalen Seite der Netzhaut wiedergegeben. Auf der Abszisse ist der Abstand von der Fovea centralis und auf der Ordinate die Sehschärfe eingetragen, dabei ist diejenige der Fovea = 1 gesetzt. Man erkennt, wie rasch nach der Peripherie zu die Sehschärfe abnimmt. Sie fällt auf der temporalen Seite rascher ab als auf der nasalen und ferner schneller nach oben als nach unten. Man erkennt das besonders deutlich aus der Abb. 77[1]), in der schematisch die Kurven gleicher Sehschärfen auf der Netzhaut dargestellt sind. Die gestrichelte Linie bedeutet die Grenze des Gesichtsfeldes[2]).

Von grundlegender Bedeutung ist ferner für alle Teile der Netzhaut der Zustand, in dem sie sich befindet. Hat sich die Person, deren Sehschärfe wir feststellen wollen, zuvor im Hellen aufgehalten, dann trifft das, was wir eben erwähnten, zu. Ganz anders liegen jedoch die Verhältnisse, wenn die Retina auf dunkel eingestellt ist, d. h. wenn sich die betreffende Person im Dunkeln aufgehalten hat. Jetzt zeigt die Fovea centralis die geringste Sehschärfe. Diejenige der übrigen Retina ist überall fast gleich groß und insgesamt niedrig im Vergleich zu jener der auf hell eingestellten Fovea. Wir werden später erfahren, daß sehr vieles dafür spricht, daß bei uns im helladaptierten Auge die Zapfen und im dunkeladaptierten die Stäbchenzellen den Grad der Sehschärfe bestimmen.

Die Sehschärfe wird experimentell gewöhnlich mit Hilfe zweier leuchtender Punkte oder Linien festgestellt[3]). Selbstverständlich müssen bei vergleichenden Untersuchungen alle äußeren Bedingungen, wie Helligkeit usw. sich gleich bleiben. So würden z. B. Änderungen der Lichtintensität, abgesehen von ganz allgemeinen Einflüssen, durch Veränderung der Pupillenweite die Schärfe des Netzhautbildes und dadurch das Ergebnis der Versuche beeinflussen können[4]). Auch Ermüdung, Ablenkung usw. müssen ausgeschlossen sein. Selbstverständlich kann nur die Sehschärfe des emmetropen Auges ohne weiteres geprüft werden. Bei Ametropieen muß die Refraktionsbesonderheit durch eine entsprechende Linse korrigiert sein.

Bei der Bestimmung der Sehschärfe bieten wir dem Auge in bestimmter Entfernung von ihm zwei Punkte dar, deren Abstand von einander wir ausmessen können. Sie sollen zunächst deutlich getrennt erkannt werden. Was bedeutet das? Von den beiden Punkten fällt je ein Lichtstrahl auf

---

[1]) Entnommen: *Th. Wertheim:* Z. f. Psychol. 7. 177 (1894). — [2]) Vgl. hierzu *Wertheim:* l. c. — *Aubert* u. *Förster:* Arch. f. Ophth. **3**. (2). 1 (1857). — *H. Dor:* Arch. f. Ophth. **19**. (3). 316 (1873). — *L. Ruppert:* Z. f. Sinnesphysiol. **42**. 499 (1908). — [3]) Vgl. hierzu u. a. *H. Aubert:* Physiologie der Netzhaut. Morgenstern, Breslau 1865. — Weitere Literatur bei *F. B. Hofmann:* Die Lehre vom Raumsinn des Auges. J. Springer, Berlin 1920. — [4]) Vgl. hierzu *E. Hummelsheim:* Arch. f. Ophth. **45**. 357 (1898). — *H. A. Laan:* Onderzoek. physiol. Laborat. Utrecht. (3). Teil III. **1**. 123 (1901). — *P. W. Cobb:* Americ. j. of physiol. **36**. 335 (1914). — Vgl. weitere Lit. bei *L. Löhner:* Die Sehschärfe des Menschen und ihre Prüfung. Deuticke, Wien 1912. — *E. Pergen:* Annal. d'oculist. **135**. 11, 177, 294, 402, 475 (1906); **136**. 123, 204 (1906); **138**. 185 (1907); **140**. 188, 430 (1908); **143**. 358 (1910); **144**. 26 (1910); **147**. 117, 148, 342 (1912); **149**. 201 (1913).

Abb. 76.

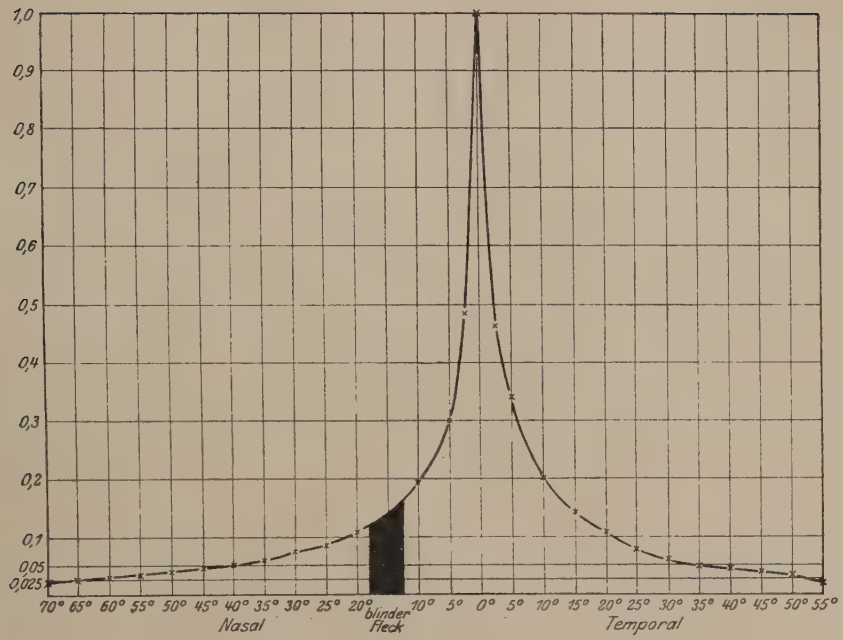

1,0
0,9
0,8
0,7
0,6
0,5
0,4
0,3
0,2
0,1
0,05
0,025
70° 65° 60° 55° 50° 45° 40° 35° 30° 25° 20°
blinder Fleck
10° 5° 0° 5° 10° 15° 20° 25° 30° 35° 40° 45° 50° 55°
Nasal
Temporal

Abb. 77.

S=0,026
S=0,033
S=0,04
S=0,045
S=0,056
S=0,074
S=0,1
S=0,143
S=0,21
90
80
70
60
50
40
30
20
10
10
20
30
40
50
60
70

die Retina, und, da jene fixiert werden (vgl. hierzu S. 124), insbesondere auf die Fovea bzw. auf Zapfenzellen. Wir stellen uns nun vor, daß von den erregten Sinneszellen aus auf bekannten Nervenbahnen eine Beeinflussung bestimmter Stellen der Großhirnrinde stattfindet. Es kommt die entsprechende Empfindung und anschließend daran die Wahrnehmung der beiden Punkte zustande. Es erfolgt auf dem gleichen Wege, den die in das Auge eintretenden Strahlen verfolgt haben, eine Projektion nach außen an jenen Ort, an dem sich die Objektpunkte befinden — wenigstens stellen wir uns das so vor, in Wirklichkeit haben wir keine Kenntnis von all den Vorgängen, die sich im Sehorgan, den anschließenden Leitungsbahnen und Zentren abspielen! Man hat die „Abtastung" der Netzhaut und im vorliegenden Falle der Fovea centralis mit Lichtstrahlen, die unter bestimmtem Winkel zur Sehachse in das Auge einfallen, in Parallele mit derjenigen der Haut mit zwei Zirkelspitzen gesetzt. Wir werden später erfahren, daß die gleichzeitige Berührung von zwei Hautstellen nicht unter allen Umständen wahrgenommen wird, vielmehr ist dazu ein je nach der Körperstelle, dessen Hautfläche geprüft wird, verschieden großer Abstand der beiden Zirkelspitzen erforderlich. Werden diese sich mehr und mehr genähert, dann kommt ein Punkt, von dem ab die Versuchsperson angibt, daß sie die Empfindung hat, nur von einer Spitze berührt zu sein. Bei derartigen Untersuchungen ist man zu der Ansicht gekommen, daß zur getrennten Wahrnehmung zweier Berührungsempfindungen zwischen zwei erregten Sinneszellen sich mindestens eine unerregte befinden müsse. Ferner wird angenommen, daß von jeder Sinneszelle aus die Erregung in einer besonderen Leitungsbahn der in Frage kommenden zentralen Stelle übertragen wird, in der es zur Auslösung der Empfindung kommt, so daß in gewissem Sinne auch hier zwei örtlich von einander getrennte Stellen in Tätigkeit versetzt werden. Die Berührungsempfindungen besitzen einen „Ortswert", d. h. sie werden an bestimmte Stellen der Haut verlegt. Man hat ferner den Ausdruck Empfindungskreise[1]) bzw. -flächen (die Kreisform ist ein Sonderfall) geprägt und versteht darunter eine Figur, die man erhält, wenn man alle jene Punkte unter einander verbindet, die bei gleichzeitiger Reizung von zwei diametral sich gegenüberstehenden Stellen eben noch als eine Berührung empfunden werden. Alle diese Bezeichnungen und Vorstellungen über das Zustandekommen getrennter Empfindungen bei Berührung zweier benachbarter Hautstellen hat man nun auf das Auge übertragen. Wir können auch hier von einem Ortswert und von Empfindungsflächen sprechen und uns bildlich vorstellen, daß die von zwei Lichtpunkten ausgehenden Lichtstrahlen den beiden Stangen des Zirkels entsprechen. Wie wir diese in immer kleineren Winkelabstand zu einander bringen und damit die Spitzen, mit denen wir die Haut berühren, einander nähern und zugleich die gereizten Hautstellen in immer kleinere Entfernungen zu einander stellen, so verringern wir den Winkel der von den leuchtenden Punkten ausgehenden beiden Strahlen immer mehr und bewirken, daß die sich im Knotenpunkt des Auges gekreuzten Strahlen — die Richtungsstrahlen, vgl. hierzu Abb. 26, S. 75 — die Netzhaut in immer kleinerem Abstand treffen. Es kommt der Moment, wo trotz schärfster

[1]) *E. H. Weber:* Annot. anat. et physiol. 45 ff. Leipzig 1834. — Vgl. auch *Judd: Wundts* philosoph. Studien. **12**. 409 (1896).

Aufmerksamkeit nur noch ein Punkt erkannt wird. Wir können nun als Maß für die Sehschärfe den Abstand von zwei Netzhautbildern, die uns eben noch eine getrennte Wahrnehmung von zwei Objektpunkten vermitteln, wählen oder aber den Winkel, den die beiden von diesen letzteren ausgehenden Richtungsstrahlen im Knotenpunkt mit einander bilden. Dieser Winkel ist, wie wir schon S. 74 erfahren haben, Seh- oder Gesichtswinkel genannt worden.

Die Entfernung der beiden Netzhautbildchen, die getrennte Wahrnehmungen vermitteln, läßt sich aus dem gegenseitigen Abstand der beiden Objektpunkte, aus ihrer Entfernung vom Knotenpunkte des Auges und dem Abstand dieses Punktes von der Netzhaut berechnen. Es wurde auf diesem Wege ein Netzhautbildabstand von 0·002—0·0037 *mm*[1]) gefunden. Es sind jedoch noch größere Sehschärfen festgestellt worden. Bleiben wir bei dem eben genannten Werte. Von ihm aus ist nun die Frage zu entscheiden versucht worden, ob für die getrennte Wahrnehmung von zwei Objektpunkten zwei durch einen ruhenden Zapfen getrennte Sinneszellen erforderlich sind. Man hat den Durchmesser eines Zapfens zu etwa 0·003 *mm* festgestellt[2]) und glaubte zunächst, die gestellte Frage im bejahenden Sinne beantworten zu können. Es zeigte sich jedoch, daß die einzelnen Zapfen einen ganz verschiedenen Durchmesser aufweisen (von 0·0015 bis 0·0045 *mm*). Dieser Umstand erschwert natürlich die eindeutige Beantwortung der gestellten Frage. Es kommt noch hinzu, daß, wie S. 76 ff. ausgeführt, einem Objektpunkt nicht ein Bildpunkt entspricht, vielmehr ein, wenn auch unter gewöhnlichen Verhältnissen kleiner Zerstreuungskreis[3]). Wir müssen offen gestehen, daß wir zur Zeit außerstande sind, anzugeben, welche Bedingungen erfüllt sein müssen, damit zwei Objektpunkte noch als solche, d. h. getrennt, erkannt werden. Es scheint, daß es genügt, wenn die Bildchen auf zwei Sinnesepithelzellen der Netzhaut fallen. Es ist offenbar nicht erforderlich, daß diese durch eine unerregte Zelle getrennt sind. Hierzu ist zu bemerken, daß der geringste Abstand von zwei Reizaufnahmestellen der Haut, von denen aus zwei nach einander erfolgende Berührungen getrennt wahrgenommen werden können, auch durch jenen von zwei unmittelbar benachbarten Sinneszellen gegeben ist. Anstatt des Abstandes der Netzhautbildchen können wir übrigens auch den Sehwinkel angeben. Der kleinste Sehwinkel, bei dem eben gerade noch zwei Objektpunkte erkannt werden können, ist recht verschieden angegeben worden: 60—30 Sekunden.

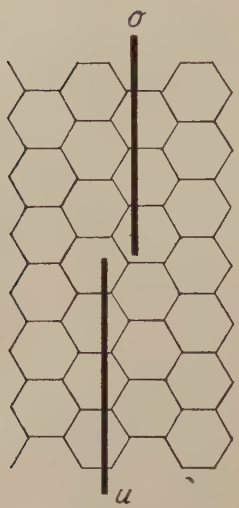
Es ist nun weiterhin beobachtet worden, daß bei bewegten Gegenständen noch Lageveränderungen wahrnehmbar sind, wenn die Verschiebung des Netzhautbildes nur einem Sehwinkel von 1—10 Sekunden entspricht! Befinden sich zwei Lichtpunkte so nahe bei einander, daß die von ihnen ausgehenden Strahlen, einen Sehwinkel von der genannten Größenordnung

---

[1]) Vgl. *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **2.** 30 ff. — Von neueren Arbeiten vgl. *W. Kuroda:* Acta scholae med. univ. imp. Kioto. **5.** 43 (1921). — [2]) Es sei ferner erwähnt, daß die Anzahl der Zapfen in der Fovea auf etwa 13000 bis 14000 pro Quadratmillimeter geschätzt wird. — [3]) Vgl. hierzu *A. W. Volkmann:* Physiologische Untersuchungen aus dem Gebiete der Optik. Heft 1 (1863). — *H. Aubert:* Physiol. Optik. 1876. — *E. Hering: Hermanns* Handbuch der Physiol. **3.** (2). 440 (1880). — *Riccò:* Ann. di ottalm. **6.** III (1877). — *L. Asher:* Z. f. Biol. **35.** 394 (1897). — *G. J. Schoute:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **19.** 251 (1898). — *A. Cowan:* Americ. j. of ophthalm. **6.** 676 (1923).

einschließen, dann können sie im ruhenden Zustand nicht getrennt erkannt werden, wohl aber dann, wenn sie bewegt werden. Um diesen Befund in Einklang mit der oben entwickelten Annahme bringen zu können, wonach nur dann getrennte Empfindungen möglich sind, wenn wenigstens zwei Zapfen erregt werden, ist an die folgende, in Abb. 78 dargestellte Möglichkeit gedacht worden. In ihr ist dargestellt, wie eine viel kleinere Verschiebung einer Geraden, als einer Zapfenbreite entspricht, bei der angenommenen Anordnung des Zapfenmosaiks bewirken kann, daß andere Zapfen als zuvor getroffen werden (vgl. die Linien *o* und *u* in Abb. 78[1]).

Abb. 78.



Die Bestimmung der Sehschärfe hat eine große praktische Bedeutung. Sie wird in der Praxis nicht mit Punkten oder Linien vorgenommen, sondern mit Buchstaben oder noch besser mit bestimmten Figuren, weil aus der Form der ersteren auch ohne scharfes Erkennen ihre Art erschlossen werden kann[2]). Die Größe der Figuren ist so gehalten, daß sie bei normaler Sehschärfe aus bestimmter Entfernung erkannt und wiedergegeben werden können. Der Abstand der jene enthaltenden Tafeln von der zu prüfenden Person wird so gewählt, daß die einzelnen Linienbreiten der Figuren sich im Sehwinkel von einem Grad im Auge abbilden. Ist d der Abstand, in dem normaler Weise die Sehprobe erkannt wird und D der Abstand für das auf seine Sehschärfe (= S) zu prüfende Auge, dann ist dessen $S = \frac{d}{D}$. Wird z. B. von einer Person eine Sehprobe, die bei normaler Sehschärfe in einer Entfernung von 20 *m* erkannt wird, in 5 *m* scharf gesehen, dann ist $S = \frac{5}{20}$.

Werfen wir nun einen Blick zurück auf alles das, was wir über den Ort in der Netzhaut wissen, an dem Lichtreize Erregungen auslösen, dann erkennen wir ohne weiteres, daß alles dafür spricht, daß Zapfenzellen als Sinnesepithelzellen anzusehen sind. Die gleiche Bedeutung kommt den Stäbchenzellen zu, nur sind ohne jedem Zweifel die Funktionen beider Zellarten nicht identisch.

Wir haben schon S. 38 auseinander gesetzt, daß aus dem großen Gebiet der elektromagnetischen Schwingungen nur ein kleines Teilgebiet mittels der genannten Sinnesepithelzellen und den mit ihnen in Verbindung

---

[1]) Vgl. hierzu auch *H. L. Averill* u. *F. W. Weymouth:* J. of comp. psychol. **5**. 147 (1925). — [2]) Vgl. hierzu *H. Snellen:* Letterprowen to be paling der gezigtsscherpte. Utrecht 1862. — *Löhner:* Die Sehschärfe des Menschen und ihre Prüfung. Deuticke, Leipzig und Wien 1912. — *C. v. Hess:* Internationale Sehproben, unter Verwendung der *Landolt*schen Ringe hergestellt. Bergmann, Wiesbaden 1909. — *Landolt:* Nouveaux opto-types pour la détermination de l'acuité visuelle. Arch. d'ophthal. **19**. 465 (1899). — *C. A. Hegner:* Arch. f. Augenheilk. **88**. 42 (1921). — Vgl. insbesondere über Bestimmung der Nah- und Fernsehschärfe *Kirsch:* Arch. f. Ophth. **103**. 253 (1920).

stehenden Bahnen und Zentren wahrgenommen werden kann. Wenn wir schlechthin von Licht sprechen, dann meinen wir das Gebiet der im weißen Licht vereinigten Strahlen verschiedener Wellenlänge von rot bis violett. Die folgende Übersicht gibt Kenntnis von den in Frage kommenden Wellenlängen nebst den Grenzgebieten[1]):

*Fraunhofer*sche Linie	Wellenlänge in μμ	Farbe
A	760,40	Äußerstes Rot (Ultrarot).
B	686,853	Rot.
C	656,314	Grenze des Rot und Orange.
D	589,625 589,024	Goldgelb.
E	526,990	Grün.
F	486,164	Zyanblau.
G	430,825	Grenze des Indigo und Violett.
H	396,879	Grenze des Violett.
L	381,96	Ultraviolett.
M	372,62	
N	358,18	
O	344,10	
P	336,00	
Q	328,63	
R	317,98	
U	294,77	

Von den hier angeführten elektromagnetischen Schwingungen bestimmter Wellenlängen kommen für die Auslösung einer Lichtempfindung nicht alle in Betracht. Wir sprechen deshalb von einem sichtbaren und einem unsichtbaren Teil des Sonnenspektrums. Es interessiert uns, zu erfahren, aus welchem Grunde das „rote" und das „violette" Ende des Spektrums für die Auslösung von Lichtempfindungen nicht in Frage kommt. Es sind a priori zwei Möglichkeiten vorhanden: Einmal eine völlige Absorption (ev. Reflexion) von Strahlen bestimmter Wellenlängen und dann Unerregbarkeit des in Frage kommenden Sinnesepithels durch diese.

Ultrarotes Licht wird von den Augenmedien stark absorbiert. Dazu kommt, daß das Sinnesepithel für dieses unerregbar ist[2]). Anders liegen die Verhältnisse für das ultraviolette Licht. Dieses umfaßt, wie die oben stehende Tabelle zeigt, ein ganz bedeutendes Gebiet. Ultraviolette Strahlen werden von den Augenmedien auch absorbiert, jedoch nicht vollständig. Am stärksten ist dabei die Linse beteiligt[3]). Fehlt sie, dann gelangen ganz erheblich mehr kurzwellige Strahlen zur Netzhaut.

---

[1]) Entnommen: *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **2.** 63. — [2]) *G. F. Göthlin* [Kungl. svenska vetensk. Akad. Handl. **58.** Nr. **1.** 1 (1917)] gibt für sein Auge bei einem Gesichtsfeld von 3° die Grenze für das sichtbare Rot bei 834 μμ und bei einem solchen von 45′ bei 820 μμ an. — [3]) Vgl. hierzu *Brücke:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 262 (1845). — *de Chardonnet:* C. r. de l'acad. des sciences. **96.** 441 (1896). — *Birch-Hirschfeld:* Arch. f. Ophthal. **58.** 469 (1904); Z. f. Augenheilkunde. **21.** 385 (1909). — *Schanz* und *Stockhausen:* Arch. f. Ophthal. **69.** 452 (1908). — *E. K. Martin:* Nature. **89.** Nr. 2212 (1912). — *T. Takamine* und *S. Takei: Pflügers* Arch. **149.** 379 (1913). — *C. Lindahl:* Arch. f. Augenheilkde. **75.** 263 (1914). — *Y. Shoji:* Ann. d'oculist. **160.** 356 (1923).

Es konnte dies an Tieraugen, wie folgt, nachgewiesen werden. Wurde ein linsenhaltiges Auge einige Zeit mit dem ultravioletten Spektrallicht einer Bogenlampe bestrahlt, dann erwies sich die Netzhaut in ihrer Struktur unverändert. Wurde der gleiche Versuch mit einem linsenlosen Auge durchgeführt, dann zeigte sie Veränderungen in der Schicht der Ganglienzellen[1]). Es ist ferner nachgewiesen worden, daß die Linse des Kindes Strahlen bis zu 400 $\mu\mu$ absorbiert. Nach dem 20. Lebensjahr tritt eine Verschiebung im Absorptionsvermögen bis auf etwa 377 $\mu\mu$ ein[2]). Die Grenze des sichtbaren Spektrums liegt beim Menschen in der Regel bei λ 370—395 $\mu\mu$. Sie erstreckt sich nach Wegnahme der Linse bis zu λ 313 $\mu\mu$. Was nun die unzweifelhaft vorhandene Erregbarkeit des Sinnesepithels des Auges durch bestimmte Gebiete der kurzwelligen Strahlen anbetrifft, so ist an die Möglichkeit einer indirekten Wirkung gedacht worden, und zwar durch Auslösung von Fluoreszenzerscheinungen. Daß solche in der Netzhaut auftreten, steht fest[3]). Sie zeigen eine Umwandlung des sie erregenden Lichtes in solches anderer Farbe an, und zwar erfolgt die Überführung in Strahlen größerer Wellenlänge (violett, blau). Würde tatsächlich die Erregung des Neuroepithels nur durch umgewandeltes kurzwelliges Licht möglich sein, dann würde das bedeuten, daß es selbst keine erregende Wirkung auf jenes hat. Der Vorgang der Fluoreszenz in der Netzhaut ist in mehr als einer Hinsicht interessant, wird doch durch ihn diese zu einer Lichtquelle. Sie funktioniert jedoch nur so lange, als der Einfluß des die Fluoreszenz erregenden Lichtes vorhanden ist.

Erwähnt sei schließlich noch, daß Becquerel-(Radium-)strahlen sichtbar sind. Auch sie dürften durch Erregung von Fluoreszenz wirksam werden; dagegen zeigen die Röntgenstrahlen[4]) eine direkte Erregung der Netzhaut.

Wir können uns selbstverständlich nicht damit zufrieden geben, daß strahlende Energie von bestimmter Wellenlänge geleitet durch Medien mit bestimmten physikalischen Eigenschaften in der Netzhaut des Auges bestimmte Gebilde — das Sinnesepithel — in den erregten Zustand überführt, und mit diesem jener Vorgang verknüpft ist, den wir Lichtempfindung nennen. Wir wollen vielmehr die Natur des ganzen dabei stattfindenden Prozesses kennen lernen. Die Fragestellung ist eine gegebene. Sie lautet: In welcher Weise unterscheidet sich die erregte von der unerregten Netzhaut. Wir haben schon S. 122 erfahren, daß sie in dieser Form sehr wahrscheinlich nicht ganz richtig gestellt ist, indem vielleicht in der Netzhaut eine „Nulleinstellung" in bezug auf den Sehvorgang überhaupt nie erreicht wird. Es spricht vieles dafür, daß im ganzen Gebiet jener Gewebe, die mit diesem im Zusammenhang stehen, immer Tätigkeit herrscht. Wir können jedoch ohne weiteres in der Weise Vergleiche ziehen, daß wir nach Unterschieden im Geschehen in der Netzhaut bei Fernhaltung von Lichtstrahlen und beim Einfall von solchen suchen oder aber z. B. Strahlen bestimmter Wellenlängen in ihrem Einfluß auf jenes prüfen.

---

[1]) *Birch-Hirschfeld:* Z. f. Augenheilkde. **21**. 385 (1909). — *Birch-Hirschfeld* und *Inoue*: *Pflügers* Arch. **136**. 595 (1910). — [2]) *Hallauer:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkde. **47**. 721 (1909). — [3]) Vgl. *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **2**. 60. — *A. Vogt:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkde. 129 (1913). — [4]) Vgl. *Brandes* und *Dorn: Wiedemanns* Annalen. **60**. 478 (1897); **64**. 620 (1897); **66**. 1171 (1898). — *Röntgen:* Berichte der preuß. Akad. 576 (1897). — *Himstedt* und *Nagel:* Annalen der Physik. (4. F.). **4**. 537 (1901). — *A. Birch-Hirschfeld:* Arch. f. Ophthal. **58**. 469 (1904); **59**. 229 (1904).

Wir haben nun bei der Beschreibung der am Aufbau der Retina beteiligten Zellarten bereits erfahren (S. 44, 45), daß in ihr im belichteten und unbelichteten Zustand Veränderungen wahrnehmbar sind. Wir streiften die Beobachtung[1]) des Wanderns von Pigment in Zellen und der Beeinflussung des Sehpurpurs durch Belichtung[2]). Endlich sind noch Bewegungen der Innenglieder der Zapfen nahe an der Membrana limitans externa zu erwähnen. Sie verkürzen sich unter der Einwirkung der Belichtung. Es sind insbesondere die kurzwelligeren Strahlen, die diese Wirkung entfalten. Bei den Stäbchenzellen ist ebenfalls eine Veränderung, je nachdem Licht einwirkt oder nicht, festgestellt worden. Im Dunkeln wurde Verkürzung und im Licht Streckung beobachtet. Alle diese Erscheinungen sind bei niederen Tieren viel ausgesprochener als bei den höheren[3]). Sie finden sich jedoch bei Säugetieren auch. Bei Lichteinfall auf die Netzhaut wandert das Pigment der Pigmentepithelschicht der Retina von der Zellbasis aus in die inneren Zellfortsätze hinein, um sich bei Dunkelheit wieder in den Zelleib zurückzuziehen[4]). Auch dieser Vorgang findet bei den höheren Tieren in viel geringerem Ausmaße statt als bei niederen (z. B. beim Frosch). Sehr schön geht das aus der Gegenüberstellung von Taf. IV, Abb. 1 u. 2[5]) und 3 u. 4[6]) hervor. Erwähnt sei noch, daß bei Belichtung des Auges in der Netzhaut (der Taube) eine Veränderung der Chromatinmenge in den Ganglienzellen beobachtet worden ist[7]).

Von allen diesen Feststellungen hat insbesondere das Verhalten des Sehpurpurs größtes Interesse erweckt und zahlreichen Vermutungen über das Wesen der Auslösung des Sehvorganges Raum gegeben. Die übrigen Veränderungen in der Netzhaut stehen ganz offenbar in keinen direkten Beziehungen zu ihm. Sie verlaufen viel zu träg. Es ist ferner beobachtet worden, daß jene Erscheinungen, wie Pigmentwanderung, Bewegungsvorgänge bei Zapfen- und Stäbchenzellen, wie sie dem belichteten Zustand des Auges entsprechen, auch im verdunkelten Auge feststellbar sind, wenn in das andere Auge Licht einfällt[8]), und zwar handelt es sich um einen durch den N. opticus vermittelten Vorgang. Er leitet dabei einerseits die Erregung zentripetal und andererseits zentrifugal (vgl. hierzu S. 48). *Garten*[9]) erblickt in der Annäherung der Zapfeninnenglieder in der Gegend der Membrana limitans externa bei Lichteinfall eine Anpassung des optischen Apparates der Zapfen an die Bildebene. Durch gleichzeitige Verlagerung des Pig-

---

[1]) Vgl. die Literatur S. 44. — [2]) Über die Wahrnehmung des Sehpurpurs und seiner Veränderungen unter Lichteinfall im lebenden, in situ befindlichen Auge; vgl. *E. A. Coccius:* Programm der Universität Leipzig, 1877. — *G. Abelsdorff:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 18. April 1895; Z. f. Psychol. und Physiol. d. Sinnesorgane. **14**. 77 (1897). — [3]) Vgl. u. a. *S. R. Detwiler:* J. of comp. neurol. **37**. 481 (1924). — *W. Kolmer:* Arch. f. Ophthalm. **115**. 310 (1925). — [4]) Die ersten, die diese Erscheinung erwähnt haben, sind *Franz Boll:* Bericht der Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 72 (1877); Arch. f. Anat. u. Physiol. 4 (1877), 1 (1881) und *Kühne:* Heidelberger Unterss. **1**. 15 (1877); vgl. auch *Angelucci:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 353 (1878). — *R. Bennitt:* J. of exper. zool. **40**. 381 (1924). — [5]) Entnommen: *Th. W. Engelmann: Pflügers* Arch. **35**. 498 (1885). — [6]) Entnommen: *S. Garten, Graefe-Saemisch:* Handbuch d. Ophthalm. 2. Aufl. (1). **3**. 1. Tafel 1. Fig. 5 und 6 (1907) — [7]) Vgl. *Mann:* J. of anat. and physiol. 100 (1895). — *A. Birch-Hirschfeld:* Arch. f. Ophthalm. **63**. 85 (1906). — *Bach:* Arch. f. Ophthalm. **41**. 62 (1895). — *Schüpbach:* Z. f. Biol. **47**. 439 (1905). — *Pergens:* Ann. de la soc. roy. des sc. méd. de Bruxelles. **5**. 389 (1896). — [8]) *Engelmann: Pflügers* Arch. **35**. 498 (1885); vgl. auch *E. A. Fick:* Arch. f. Ophthalm. **37**. (2). 1 (1891). — [9]) Vgl. hierzu *S. Garten: Graefe-Saemisch,* l. c. S. 102, hier findet sich reiche Literatur über alle Probleme der Netzhautveränderungen.

mentes wird verhindert, daß eine größere Strahlenmenge aus den Zapfen in die seitlichen Nachbarteile übertritt, eine Gefahr, die übrigens beim Bau unserer Netzhaut nicht erheblich ist, dagegen bei niederen Tieren für den Sehvorgang ganz wesentlich sein könnte.

Was nun den Sehpurpur[1]) anbetrifft, so ist von grundlegender Bedeutung, daß er nur in den Stäbchenaußengliedern enthalten ist, dagegen den Zapfenzellen ganz fehlt[2]). Damit ist ohne jeden Zweifel die Möglichkeit, daß der genannte Farbstoff beim Sehvorgang eine allgemeine direkte Rolle spielen könnte, ausgeschaltet. Wir haben schon mehrfach betont, daß wir bei dem Bestreben, ein Objekt scharf zu erkennen, die beiden Bulbi so einstellen, daß seine Abbildung in der Fovea centralis erfolgt. Diese weist nun nur Zapfenzellen auf. Damit ist nun nicht gesagt, daß der Sehpurpur am Sehvorgang unbeteiligt sei. Wir werden noch erfahren, daß den Stäbchenzellen im dunkeladaptierten Auge eine besondere Rolle zufällt. Dabei dürfte der Farbstoff in seinen Veränderungen wirksam sein, ist es doch gelungen zu zeigen, daß ganz enge Beziehungen zwischen dem „Bleichungswerte" von Strahlen bestimmter Wellenlänge für Sehpurpur und dem „Dämmerungswerte" vorhanden sind. Der erstere Wert steht in Beziehung zur Größe der Absorption bestimmter Strahlenarten durch den Sehpurpur. Mit dem letzteren werden wir uns noch zu beschäftigen haben. Er stellt die mit verschiedenen Strahlenarten eines Spektrums gewonnenen relativen Reizwerte beim dunkeladaptierten Auge dar[3]). Es hat sich nämlich gezeigt, daß unter den Bedingungen des Dämmerungssehens Strahlen verschiedener Wellenlänge verschieden stark erregend auf die Netzhaut einwirken. Qualitativ ist ihre Wirkung einheitlich, fallen doch die verschiedenen Farbenempfindungen fort. Das hat zur Folge, daß sich die Wirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge gut quantitativ vergleichen läßt. Abb. 79[4]), S. 141, gibt einen Vergleich zwischen Dämmerungswerten des Dispersionsspektrums des Nernstlichtes für das Auge des Menschen und den Bleichungswerten des gleichen Lichtes für Sehpurpur wieder.

Bestimmungen der Geschwindigkeit der Bleichung des Sehpurpurs durch Licht verschiedener Intensität haben ergeben, daß jene dieser direkt proportional ist[5, 6]).

Der Sehpurpur läßt von den sichtbaren Strahlen die roten und violetten hindurch, die dazwischen liegenden werden von ihm absorbiert. In Abb. 80[7]), S. 141, ist die Absorption von Strahlen verschiedener Wellenlänge durch den Sehpurpur verschiedener Herkunft dargestellt. Man erkennt ohne

---

[1]) Über sein Vorkommen in der Netzhaut des Menschen vgl. *Kühne:* Heidelberger Unterss. **2**. 69 (1879); **3**. 194 (1879); **4**. 280 (1880). — [2]) Vgl. z. B. *M. François* u. *H. Piéron:* C. r. de la soc. de biol. **91**. 1073 (1924). — [3]) *J. v. Kries* u. *W. Nagel:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **12**. 29 (1896). — [4]) Entnommen: *W. Trendelenburg:* Ergebnisse d. Physiol. *(Asher-Spiro).* **11**. 17 (1911); vgl. ferner: Physiol. Zbl. **17**. 720 (1904); Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **37**. 1 (1904). — [5]) Vgl. hierzu *S. Hecht:* J. of general physiol. **6**. 731 (1924); vgl. auch **2**. 499 (1920); **3**. 1. 285 (1920/21). — Vgl. eine weitere Vorstellung über das „Dunkelsehen" bei *P. Lasareff:* J. of psychol. and neurol. **30**. 296 (1924). — [6]) Vgl. hierzu das Gesetz von *Bunsen-Roscoë.* — [7]) Entnommen: *W. Trendelenburg:* Ergebnisse der Physiol. **11**. 12 (1911). — Vgl. dazu *A. König:* Ber. d. Akad. d. Wissensch. Berlin. 577 (1894). — *E. Köttgen* u. *G. Abelsdorff:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **12**. 161 (1896).

Abb. 79.

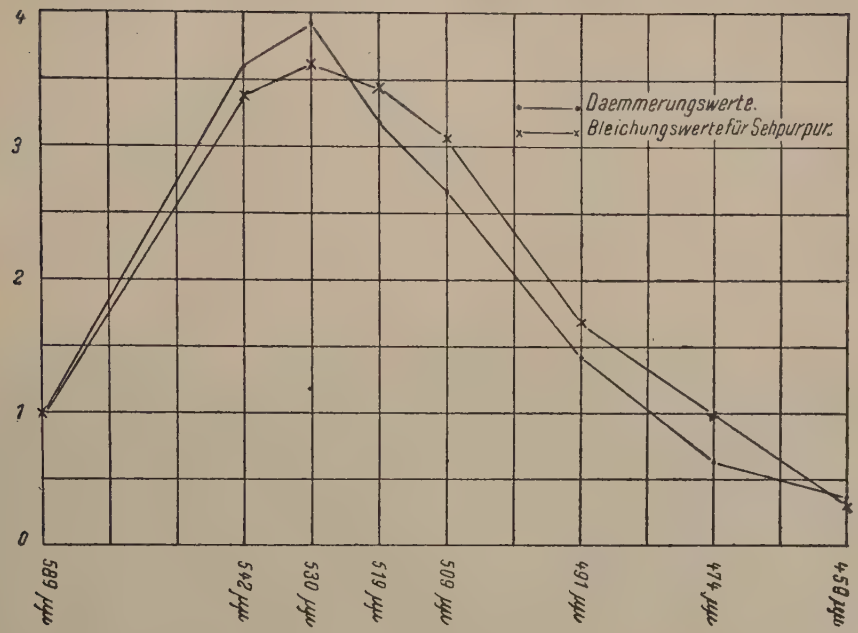
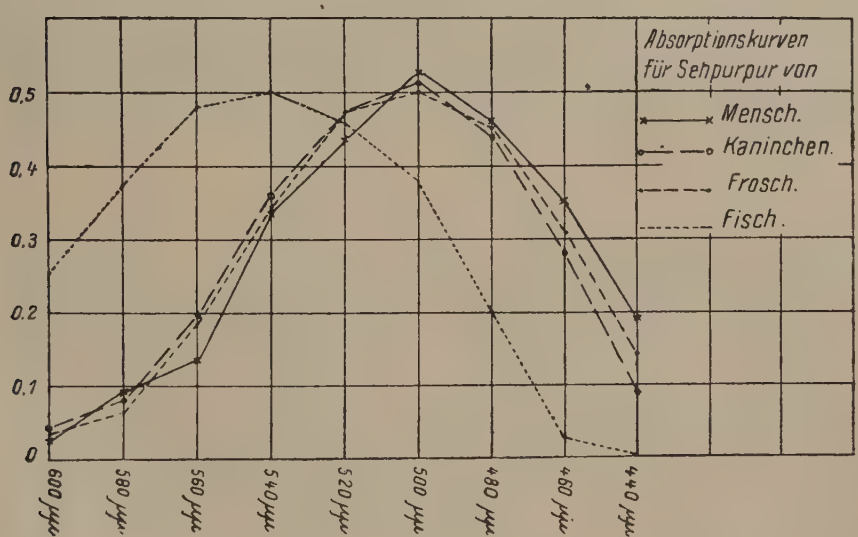


Abb. 80.



weiteres, daß der Farbstoff des Fischauges aus der Reihe fällt, während bei Verwendung von Sehpurpur der übrigen Tierarten und des Menschen sehr gut übereinstimmende Absorptionskurven erhalten werden. Bei Be-

lichtung entsteht aus dem Sehpurpur das Sehgelb[1]). Es absorbiert in zunehmendem Maße violette Strahlen und in abnehmendem die übrigen Teile des Spektrums. Das Sehgelb kann durch weitere Belichtung zu Sehweiß ausgebleicht werden[2]).

Von ganz besonderem Interesse sind Beobachtungen über Stoffwechselvorgänge in der Netzhaut während erfolgender Belichtung. Es ist beobachtet worden, daß sich ihre Reaktion nach der sauren Seite verschiebt[3]). Es ist möglich, daß damit die oben geschilderten Bewegungsvorgänge in der Netzhaut in Zusammenhang stehen. Es ist ferner bei Belichtung Abspaltung von Phosphorsäure aus organischer Bindung beobachtet worden, wobei es zu einer Steigerung der Durchlässigkeit vorher beschränkt permeabler Grenzschichten des Sehepithels kommt[4]).

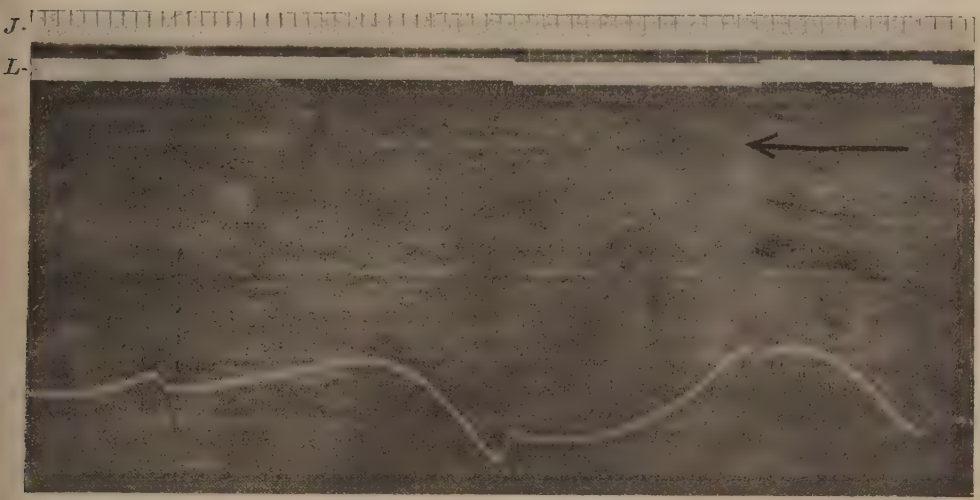
Im Anschluß an die eben besprochenen Erscheinungen, die uns zur Zeit keinen Einblick in das Wesen der Beziehung der Lichtenergie zum Erregungsvorgang zu geben vermögen, wollen wir eines Befundes gedenken, der große Hoffnungen erweckt hat und vielleicht auch geeignet ist, uns dem angestrebten Ziel der Erkenntnis der Wechselbeziehung zwischen strahlender Energie bestimmter Wellenlänge, Erregung peripherer Sinneszellen, Überleitung des geschaffenen Zustandes nach zentralen Stellen und Hervorrufung von bestimmten Empfindungen näher zu bringen. Es ist dies die Feststellung, daß die lebensfrische Netzhaut im Dunkeln eine Potentialdifferenz zwischen äußerem und innerem Anteil, d. h. zwischen Sinnesepithelschicht und Nervenfaserschicht aufweist[5]). Man hat von einem einsteigenden Ruhestrom gesprochen. Er ist allem Anschein nach auf eine Potentialdifferenz gleichen Ursprungs zurückzuführen, wie wir sie S. 57 zwischen Kammerwasser und Blut kennen lernten, nur kommen hier Liquor cerebrospinalis und Blut in Betracht[6]). Das, was unser Interesse ganz besonders fesselt, ist der Umstand, daß bei Belichtung Schwankungen in der Intensität des eben erwähnten elektrischen Stromes auftreten[7]). Der Ablauf dieser Stromveränderungen ist bei Mensch und Tier genau verfolgt worden. Die Ergebnisse waren nicht einheitlich und erschweren in ihrer Mannigfaltigkeit die Erkennung bestimmter Beziehungen zum Sehvorgang. Es

---

[1]) *S. Garten:* Arch. f. Ophthalm. **63**. 112 (1906); vgl. auch *König:* Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. **30**. 577 (1894). — [2]) Vgl. über den Einfluß der einzelnen Strahlen verschiedener Wellenlängen auf die Ausbleichung des Sehpurpurs. *W. Trendelenburg:* Zbl. f. Physiol. **17**. 720 (1904); Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **37**. 1 (1904). — Vgl. auch *W. Nagel* u. *H. Piper:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **39**. 88 (1905). — [3]) *Lodato:* Archivio di ottalmol. **7**. 335 (1891). — *Dittler: Pflügers* Arch. **117**. 295 (1907); **120**. 44 (1907) — *A. Angelucci:* Encyclopédie français d'ophth. **2**. 108 (1905). — [4]) *H. Lange* u. *Max Simon:* Z. f. physiol. Chemie. **120**. 1 (1922). — [5]) *du Bois-Reymond:* Untersuchungen über tierische Elektrizität. **2**. 1 (1849). — *Kühne* u. *Steiner:* Untersuchungen des physiol. Inst. in Heidelberg. **3** (1880) u. **4** (1881). — [6]) Vgl. *G. Lehmann* u. *A. Meesmann: Pflügers* Arch. **205**. 210 (1924). — [7]) *Fr. Holmgren*: Upsala läkar. förhandl. **1** (1866) u. **3** (1871). — *Dewar* u. *Mc Kendrick:* Philos. transact. royal soc. Edinburgh. **27**. 141 (1876). — *Waller:* Phil. transact. **193**. 124 (1900). — *Gotch:* J. of physiol. **29**. 388 (1903). — *Piper:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 453 (1904); Suppl. 133 (1905); 115 (1911). — *Brossa* u. *Kohlrausch:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 449 (1913). — *A. Kohlrausch:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 195 (1918). — *F. W. Fröhlich:* Z. f. Sinnesphysiol. **48**. 28 (1913); Grundzüge einer Lehre vom Licht- und Farbensinn. G. Fischer, Jena 1921. — *Y. Rengvist:* Skand. A. f. Physiol. **45**. 95 (1924). — *F. L. Chaffee, W. T. Bovie* u. *A. Hampson:* Americ. j. of physiol. opt. **6**. 224 (1925); vgl. auch *H. K. Harthine:* Americ. j. of physiol. **73**. 600 (1925).

bleibt fraglich, ob man vereinzelt festgestellte einfachere Befunde, wie die Beobachtung, daß bei der Eule Belichtung des Auges zu einer positiven und Verdunkelung zu einer negativen Stromschwankung führt, als allgemeinen Ausdruck eines bestimmten, mit dem Sehvorgang in direkter Beziehung stehenden Reaktionsablaufes und die mannigfaltigere Befunde aufweisenden Feststellungen im Sinne von Vorgängen auffassen darf, die nicht in direktem Zusammenhange mit dem durch Lichteinfall bzw. Lichtausschluß veranlaßten besonderen Zuständen in der Retina stehen. Ein so zartes Gebilde, wie es die Retina darstellt, ist sehr leicht Veränderungen unterworfen. Man darf auch nicht übersehen, daß die nachweisbaren Ströme nach Richtung und Stärke Resultanten zahlreicher Einzelströme sein

Abb. 81.



können. In jedem Augenblick kann die Summe der Einzelströme ein anderes Gesamtbild in Erscheinung treten lassen.

Es sei als Beispiel für den Verlauf des „Belichtungsstromes" die Registrierung eines solchen beim Affen (Macacus rhesus) bei Ableitung von der Peripherie der Kornea und der Sklera in Abb. 81[1]) wiedergegeben. Die *J*-Linie gibt die Zeit in Sekunden an. Die Erhebungen in der *L*-Linie (zwei) bedeuten Belichtungen. Man erkennt, daß beim Einsetzen der Belichtung eine Zunahme des Ruhestromes (auch Bestandstrom genannt) eintritt. Ihr geht eine kurze negative Stromschwankung voraus. Nach kurzem Rückgang steigt der Strom während der ganzen Dauer der Lichteinwirkung an. Nach erfolgter Verdunkelung zeigt sich eine weitere positive Schwankung, der dann ein Abfall des Stromes folgt.

Ohne Zweifel zeigen uns die Änderungen elektromotorischer Erscheinungen im Auge und insbesondere im Gebiete der Netzhaut vor, während

[1]) Entnommen: *E. Th. v. Brücke* u. *S. Garten: Pflügers* Arch. **120**. 290 (1907) (Taf. VII, Abb. 1). — Vgl. auch *R. H. Kahn* und *A. Löwenstein:* Arch. f. Ophth. **114**. 304 (1924).

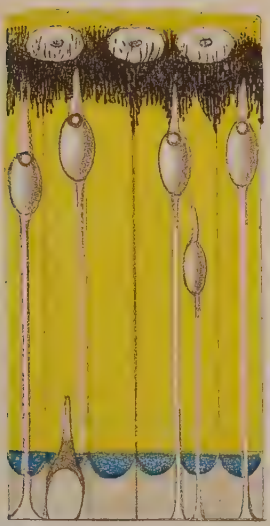
und nach erfolgter Belichtung an, daß der verschiedene Lichteinfall Vorgänge nach sich zieht, die vorhandene Potentialunterschiede verschieben. Wir können uns a priori mancherlei Veränderungen im Zellgeschehen denken, die zu den beobachteten Erscheinungen führen können, so spezifische Ionenwanderung infolge Veränderung der Durchlässigkeit von Zellgrenzschichten usw.[1]). Vor allem wird man geneigt sein, die beobachtete Infreiheitsetzung von Phosphorsäure und ihr Wandern in Beziehung zu Änderungen im Potentialgefälle zu bringen.

Die wesentlichste Fragestellung ist zur Zeit: Haben wir in den beobachteten Netzhautströmen Erscheinungen vor uns, die in keiner direkten Beziehung zum Sehvorgang stehen — sind sie gewissermaßen die selbstverständliche Begleiterscheinung von Zustandsänderungen irgendwelcher Art, die maßgebend für die Quantität und Qualität der durch Lichtenergie ausgelösten Erregung im Sinnesepithel und auch anderen Teilen der Netzhaut sind —, oder aber bestehen enge Wechselbeziehungen zum Lichtreiz und der durch ihn bewirkten Erregung. Es ist aus naheliegenden Gründen schwer, diese Frage eindeutig zu beantworten, macht sich doch fortwährend die gewaltige Lücke in unseren Kenntnissen des Wesens der Kette von Vorgängen, die Reizauslösung und Empfindung miteinander verknüpfen, geltend. Wir müssen uns vorläufig damit bescheiden, jede einzelne Beobachtung, die uns in unserer Erkenntnis des Sehvorganges weiterbringen kann, in ihren möglichen Beziehungen zu diesem abzuschätzen. Von besonderer Bedeutung sind in dieser Hinsicht Untersuchungen, die zum Ziele hatten, solche zwischen der photoelektrischen Reaktion, wie man den Erfolg der Einwirkung von Licht auf die Netzhautströme auch genannt hat, und der Reizquantität und -qualität ausfindig zu machen. Sie ergaben die quantitative Abhängigkeit der Netzhautströme von der Intensität der Belichtung[2]) und ferner enge Beziehungen des Ausfalles der photoelektrischen Reaktion zu der Wellenlänge des Reizlichtes[3]). Sehr interessant ist, daß das helladaptierte Auge anders reagiert als das dunkeladaptierte. Diese Feststellung hat zu der Annahme geführt, daß die vom Auge bzw. der Netzhaut ableitbaren Ströme in ihrem Verlauf Interferenzerscheinungen zum Ausdruck bringen, die dadurch hervorgerufen sind, daß Stäbchen- und Zapfenzellen eine verschiedene photochemische Reaktion zeigen. Sehr wichtig ist ferner der Befund, daß ganz kurz dauernde Reize eine auffallend lange Dauer der Stromschwankung aufweisen. Nach Momentbelichtung des Auges zeigen die Hauptphasen der Warmblüter-Netzhautströme und die periodischen Gesichtsempfindungen beim Menschen einen prinzipiell gleichen zeitlichen Verlauf und sind ferner im gleichen Sinne mit der Intensität und der Wellenlänge des Reizlichtes und dem Adaptionszustande des Auges veränderlich. Vielleicht kommt in diesen Erscheinungen die nahe Beziehung jener Vorgänge in der Netzhaut zum Ausdruck, die zum Auftreten bestimmter Potentialunterschiede führen und

---

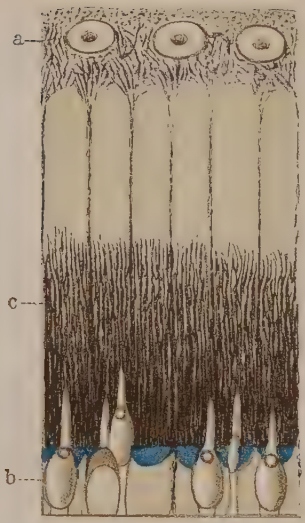
[1]) Vgl. hierzu z. B. *Ernst Wertheimer: Pflügers* Arch. **210**. 527 (1925). — [2]) Vgl. hierzu *de Haas:* Lichtprikkels en retinastroomen in hun quantitatief verband. In.-Diss. Leiden 1903. — [3]) *Himstedt* und *Nagel:* Bericht der Naturf.-Gesellsch. Freiburg i. Br. **11** (1901). — *Piper:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 133 (1905). — *W. Einthoven* und *W. A. Jolly:* Quart. j. exp. physiol. **1**. 373 (1908). — *A. Kohlrausch:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 195 (1918).

Abb. 1.



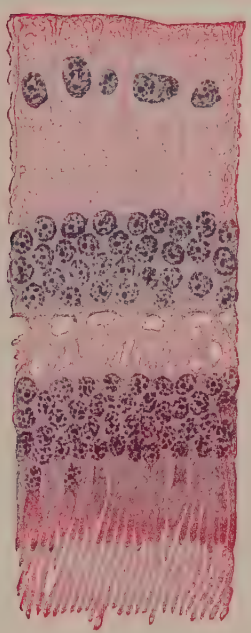
Durchschnitt durch die Netzhaut des Frosches nach ein- bis zweitägigem Aufenthalt des Tieres in völliger Dunkelheit.

Abb. 2.



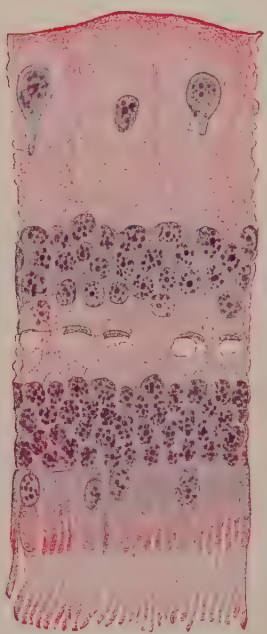
Durchschnitt durch die Netzhaut des Frosches. Das Tier wurde nach 24stündigem Verweilen im Dunkeln eine halbe Stunden hellem, diffusem Tageslicht ausgesetzt.

Abb. 3.



Durchschnitt der Netzhaut von Cercopithecus (Meerkatze) nach Aufenthalt des Tieres im Dunkeln.

Abb. 4.



Durchschnitt der Netzhaut von Cercopithecus nach Aufenthalt im Hellen.

andererseits die periodischen Lichtempfindungen bedingen[1]). Endlich eröffnet der Nachweis von oszillierenden Netzhautströmen[2]) und vor allen Dingen die Feststellung der Abhängigkeit der Oszillationsfrequenz von der Intensität und der Wellenlänge des Reizlichtes weite Ausblicke[3]); freilich bedarf das erschlossene Forschungsgebiet noch dringend eines weiteren Ausbaues. *Fröhlich*[3]) kommt auf Grund der von ihm erzielten Befunde (an der Zephalopodennetzhaut) zu der Vorstellung, daß die Wirksamkeit eines Lichtes bestimmter Wellenlänge von dem Energiewert bzw. seiner Intensität, von seiner Absorption und von der Reizfrequenz, die jede Lichtart bestimmter Wellenlänge in Hinsicht auf das Sinnesepithel der Netzhaut besitzt, abhängig ist. Ferner besteht die Möglichkeit, daß die Empfindung der Helligkeit mit der Amplitude der Erregungswellen des Netzhautrhythmus in Zusammenhang steht. Würde es sich bestätigen, daß jeder Strahlenart mit bestimmter Wellenlänge ein für sie spezifischer Vorgang in Gestalt eines bestimmten Rhythmus der Einzelimpulse entspricht, dann wäre es naheliegend, auch die zentralen Vorgänge in den ganzen eben entwickelten Vorstellungskreis einzubeziehen. Vorläufig befinden wir uns trotz mancher erfolgreichen und große Hoffnungen erweckenden Vorstöße in bisher noch in weitem Ausmaße verschlossenes Land noch durchaus im Stadium der Hypothesen.

---

[1]) Vgl. hierzu *A. Kohlrausch: Pflügers* Arch. **209**. 607 (1925). — [2]) Vgl. *W. Einthoven* und *W. A. Jolly:* Quart. j. of physiol. **1**. 373 (1908). — [3]) *Fr. W. Fröhlich:* Grundzüge der Lehre vom Licht- und Farbensinn. G. Fischer, Jena 1921.

Vorlesung 7.

Lichtsinn und Lichtempfindung.

(Fortsetzung.)

Die Leistungen des hell- und dunkeladaptierten Auges. Farbenempfindungen. Erscheinungen des Kontrastes. Nachbilder. Gesichtsfeld.

Wir sind beim Suchen nach Befunden, die möglicher Weise in Zusammenhang mit der Einwirkung von Lichtenergie auf die Netzhaut und insbesondere auf die in ihr enthaltenen Sinnesepithelien stehen, mehrfach auf Begriffe gestoßen, die wir vorläufig nur ganz oberflächlich umschreiben konnten, deren Bedeutung jedoch, wie besonders klar aus der spezifischen Zuteilung des Sehpurpurs zu den Außengliedern der Stäbchenzellen und dem, wie es scheint, besonderen Verhalten der Stäbchen- und Zapfen-„ströme" hervorgeht, für eine Theorie des Zustandekommens der Lichtempfindung insbesondere auch, was ihre Qualitäten anbetrifft, grundlegend ist. Wir denken hierbei einerseits an die Begriffe der Hell- und Dunkeladaptation bzw. an das Sehen im Hellen und in der Dämmerung und andererseits an den Begriff der Farben. Wir wollen zunächst einen Blick auf Anschauungen werfen, die von allgemeinen Gesichtspunkten aus, d. h. ohne besondere Rücksichtnahme auf das Farbensehen bzw. die Farbenempfindungen, das Wesen jener Vorgänge zu erfassen suchen, die der Überführung der Lichtenergie in jene Energieform dienen, in der das auslösende Moment für die Ausbildung des Zustandes der Erregung in den Sinneszellen und den anschließenden Anteilen des gesamten Sehapparates zu erblicken ist.

Bevor wir uns der eben gestellten Aufgabe zuwenden, müssen wir jedoch noch Einblick in die Ergebnisse jener Forschungsrichtung nehmen, die zum Ziel hat, zu ergründen, welche Bedeutung den einzelnen Anteilen des Sinnesepithels der Netzhaut, d. h. den Stäbchen- und Zapfenzellen zukommt. Es sei gleich vorweg genommen, daß als Arbeitshypothese die Idee ausgesprochen worden ist, daß beide Zellarten besondere Funktionen erfüllen. Sie beherrscht zur Zeit die ganzen Anschauungen über die Grundlage des Wesens der Einstellung der Retina auf den Grad der stattfindenden Belichtung. Wir haben schon S. 131 ff. bei der Besprechung der Bestimmung der Sehschärfe zum Ausdruck gebracht, daß diese nicht für die ganze Netzhaut einheitlich ist, vielmehr findet sich bei der Einstellung der Fovea centralis ein Maximum an Auflösungsvermögen, das rasch

abfällt, sobald das Objekt auf peripher von ihr gelegenen Netzhautanteilen zur Abbildung kommt. Ferner zeigt uns die Erfahrung, daß die gleiche Helligkeit verschiedene Empfindungen hervorruft, je nachdem das Auge zuvor auf größere oder geringere Helligkeit eingestellt war. Endlich können wir ohne jede besondere Vorrichtung bemerken, daß das Auge sich auf bestimmte Helligkeiten einstellt. Begeben wir uns aus einem hell erleuchteten Zimmer in ein unbeleuchtetes, dann können wir in ihm zunächst gar nichts erkennen. Es erscheint uns alles schwarz. Nach einiger Zeit bemerken wir unbestimmte Umrisse von Gegenständen. Bald werden diese schärfer, und schließlich können wir Einzelheiten erkennen. Kehren wir nunmehr in das hell erleuchtete Zimmer zurück, dann kann die Empfindung der Blendung entstehen. Unter Umständen werden reflektorisch die Augenlider geschlossen, bzw. es tritt Blinzeln ein. Auf alle Fälle erscheint uns der Raum als sehr hell. Nach einiger Zeit klingt diese Empfindung ab, und wir haben wieder, wie zuvor, ehe er zum Zwecke des Übergangs in den dunklen Raum verlassen wurde, den Eindruck einer durchaus erträglichen Helligkeit.

Wir erkennen aus diesen Erfahrungen eine grundlegende Eigenschaft des Sinnesepithels der Retina, nämlich die der Anpassung — der Adaptation[1]) — an bestimmte Helligkeiten. Es verhalten sich dabei die beiden Arten von Sinnesepithelien verschieden. Wir kommen auf diesen Punkt bald zurück. Wir können zunächst zum Ausdruck bringen, daß die Lichtempfindungen nicht absolut, sondern nur relativ von der Art und der Intensität des Reizes abhängig sind. Bei gleicher Reizart ist die Empfindung von dem Ort der Netzhautreizung abhängig. Ferner kommt es auf den Erregbarkeitszustand der Netzhaut an.

Es erhellt aus dem eben Dargelegten, daß wir nicht ohne weiteres bestimmte Werte für unter- und überschwellige Reize und den Schwellenreiz angeben können! Die Erregbarkeit der Netzhaut steigt im dunkeladaptierten Auge und fällt im helladaptierten. Schwaches Licht, das vom letzteren nicht wahrgenommen werden kann, das also keinen Schwellenwert besitzt, vermag im dunkeladaptierten Auge erregend zu wirken und eine Empfindung auszulösen[2]). Die Steigerung der Erregbarkeit der Netzhaut beim Übergang von stärkster Helladaptation zu größter Dunkeladaptation ist eine ganz außerordentlich große. Man hat bis zu 270000fache Zunahmen an Erregbarkeit beobachtet[3]). Bei mittleren Graden von Helleinstellung (helles Zimmer) ist beim Übergang ins Dunkle eine Erregbarkeitszunahme um das 1400—8000fache festgestellt worden[4]). Da außer der Intensität des Lichtreizes, dem Ort der Netzhautreizung und der Einstellung des Auges auf hell oder dunkel noch die Größe der gereizten Netzhautfläche in Frage kommt, so ist verständlich, daß an und für sich je nach den gewählten Versuchsbedingungen verschiedene Ergebnisse in bezug auf die Zunahme der Erregbarkeit der Netzhaut im Dunkeln und der Abnahme im Hellen gefunden werden. Dazu kommt noch die

---

[1]) Der Name Adaptation ist von *H. Aubert* (Physiologie der Netzhaut. Breslau 1865) eingeführt worden. — [2]) Vgl. hierzu u. a. *S. Bloom* u. *S. Garten: Pflügers* Arch. **72**. 372 (1898). — *J. v. Kries:* Zbl. f. Physiol. **8**. 694 (1895). — *A. König:* Sitzungsber. der Akad. d. Wissensch. Berlin. 559. 13. Mai 1897. — [3]) *W. Nagel* in *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **2**. 269 (1911). — [4]) Vgl. hierzu *H. Piper:* Z. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane. **31**. 161 (1903); Klin. Monatsbl. f. Augenheilkde. **45**. 357 (1907).

bekannte Beobachtung, daß große individuelle Unterschiede vorhanden sind. Der Adaptationsvorgang ist in Zusammenhang mit der Durchblutung der Aderhaut gebracht worden. Auf Sehepithelreizung folgt, teils auf dem Wege des Reflexes, teils direkt, eine Reaktion in der Weite der Kapillaren. Einschränkung der Durchblutung setzt die Erregbarkeit der Sehzellen herab. Hyperämie steigert sie[1]).

Hervorgehoben sei noch, daß die Annahme einer einfachen Reizschwelle beim Lichtsinn bzw. der Lichtempfindung nicht etwas ohne weiteres Gegebenes ist. Wir verstehen im allgemeinen unter einer solchen das Auftreten eines Erfolges im Anschluß an eine bestimmte Intensität des Reizes. Das setzt in gewissem Sinne einen Nullpunkt, d. h. einen nicht erregten Zustand voraus. Nun haben wir wiederholt der Tatsache gedacht, daß das ruhende Auge schwarz empfindet. Es hängt nun die Auffassung des Begriffes des Schwellenreizes ganz und gar von der Stellungnahme zu der Frage nach dem Wesen des Ruhezustandes des Auges ab. Ist die Empfindung schwarz der Ausdruck einer Tätigkeit innerhalb der Netzhaut bzw. zentraler Anteile des „Sehapparates", oder aber herrscht wirklich „Ruhe"? Es spricht mehr dafür, daß die erstere Annahme zutrifft. In diesem Falle handelt es sich bei der Auslösung einer Empfindung nach Darbietung eines Lichtreizes um die Feststellung einer Unterschiedsschwelle. Beim hell adaptierten Auge kommt überhaupt nur diese in Frage.

Die Feststellung der Unterscheidung zweier qualitativ gleicher Lichter nach der Quantität ihrer Intensität hat in vieler Beziehung interessante Ergebnisse gezeitigt. Zunächst kommt, ganz entsprechend den auf S. 24 gemachten Ausführungen für den eben wahrnehmbaren Reizzuwachs die Intensität des Ausgangsreizes in Frage. Je größer diese ist, eines um so größeren Reizzuwachses bedarf es, bis ein zweiter Reiz als verschieden vom ersten erkannt wird. Ferner spielt die Qualität des Lichtes eine Rolle. Die Feinheit der Unterscheidung von Strahlen verschiedener Wellenlänge ist in Gelb und in Blaugrün am größten[2]).

Die Steigerung der Erregbarkeit der Retina beim Aufenthalt im Dunkeln ist in Abb. 82[3]), S. 149, in Form von „Adaptationskurven" dargestellt. Es handelt sich um acht Versuchspersonen. Auf der Abszisse ist die Zeit in Minuten und auf der Ordinate die Zunahme an Erregbarkeit eingetragen. Man erkennt, daß beim Übergang aus dem Hellen ins Dunkle die Einstellung in den ersten 10—12 Minuten sehr langsam vor sich geht. Es erfolgt dann eine rasche Zunahme der Erregbarkeit. Nach 30—60 Minuten — man beachte die individuellen Unterschiede — findet nur noch ein allmähliches Anwachsen derselben statt. Die acht Kurven zeigen sehr schön, daß individuell sehr verschieden große Werte der Erregbarkeitssteigerung im Dunkeln erhalten werden. Viel rascher als im Dunkeln erfolgt die Einstellung des Auges beim Aufenthalt im Hellen. Vergleiche in Abb. 83[4]), S. 150, den steilen Verlauf der Kurven. Auf der Abszisse ist die Zeit in Minuten

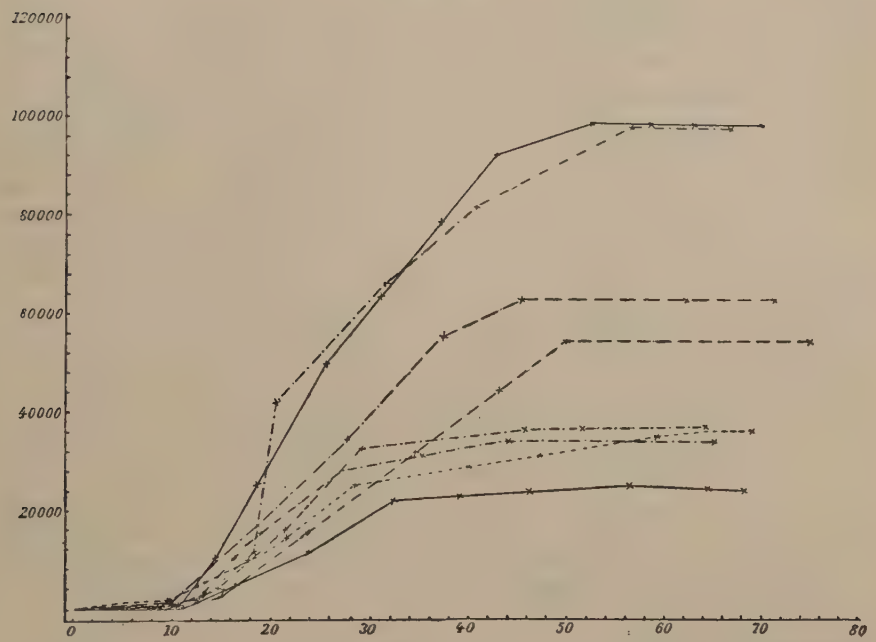
---

[1]) *M. Ebbecke: Pflügers* Arch. **186**. 220 (1921). — [2]) Vgl. hierzu *W. Uhthoff:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 171 (1889); Arch. f. Ophthalm. **34**. (4). 1 (1888). — *E. Brodhun:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **3**. 97 (1892). — *F. W. Edridge-Green:* Proceed. of the royal soc. of London. **84**. B. 116 (1912). — *W. Watson:* Ebenda. **84**. B. 118 (1912). — [3]) Entnommen *H. Piper:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **31**. 161 (1903). — [4]) Entnommen *W. Nagel* in *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **2**. 275. Die Werte stammen von *W. Lohmann:* Z. f. Sinnesphysiol. **41**. 290 (1906).

eingetragen. Auf der Ordinate sind die „reduzierten Empfindlichkeitswerte", d. h. die auf die Einheitsempfindlichkeit (Schwelle bei 1 Meterkerze) reduzierten Empfindlichkeitswerte angegeben.

Von grundlegender Bedeutung ist nun, daß beim dunkeladaptierten Auge die Erregbarkeit der Gegend der Fovea centralis eine sehr viel geringere ist als in peripheren Netzhautteilen. Man kann sich von diesem Umstande durch einen einfachen Versuch überzeugen. Man betrachte in einem verdunkelten Zimmer weiße Papierschnitzel, die an einem schwarzen Samttuch angeheftet sind. Läßt man den Blick über das Tuch schweifen, dann wird bald dieser, bald jener Papierschnitzel erkannt, jedoch ver-

Abb. 82.



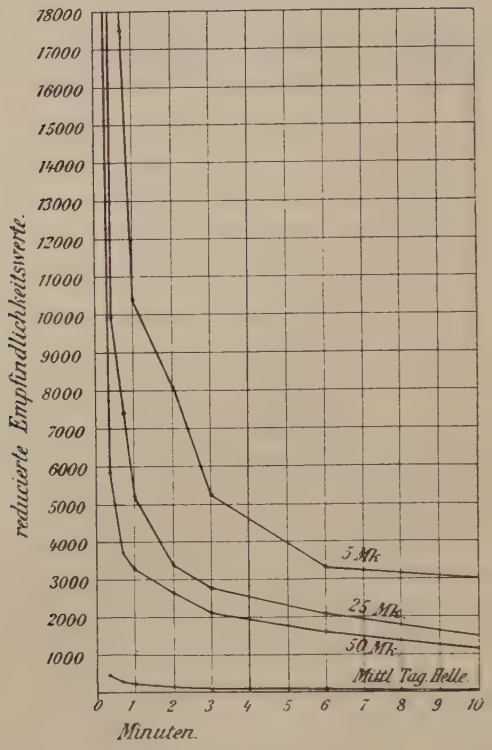
schwindet er sofort, wenn versucht wird, ihn zu fixieren. Das Erkennen erfolgt bei dessen Abbildung auf peripheren Netzhautstellen. Fällt das Bild auf die Fovea centralis, dann genügt der Reiz nicht, um eine Empfindung auszulösen. In Abb. 84[1]), S. 151, ist die Erregbarkeit dieser Netzhautstelle mit derjenigen peripherer Netzhautgebiete bei Anwendung von bläulichweißem Licht graphisch dargestellt. Die linke Seite der Abbildung bedeutet das temporale und die rechte das nasale Gesichtsfeld[2]).

Wir erkennen aus dem eben Dargelegten, daß an der Adaptation an Dunkelheit die Peripherie der Netzhaut hervorragend beteiligt ist, während die unmittelbare Nachbarschaft der Fovea

[1]) Entnommen *J. v. Kries:* Z. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane. **15**. 327 (1897). — [2]) Vgl. hierzu auch *Guillery:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **12**. 243 (1896); **13**. 187 (1897); *Pflügers* Arch. **66**. 401 (1897). — Vgl. auch *C. L. Vaughan* u. *A. Boltunow:* Z. f. Sinnesphysiol. **42**. 1 (1907).

centralis nur eine unbedeutende Steigerung der Erregbarkeit zeigt. In ihr selbst ist sie so gering, daß es vieler Versuche bedurfte, um ihr Vorhandensein überhaupt zu erkennen[1]). Sie setzt auch später ein als bei den peripheren Netzhautanteilen[2]). Im dunkel-

Abb. 83.

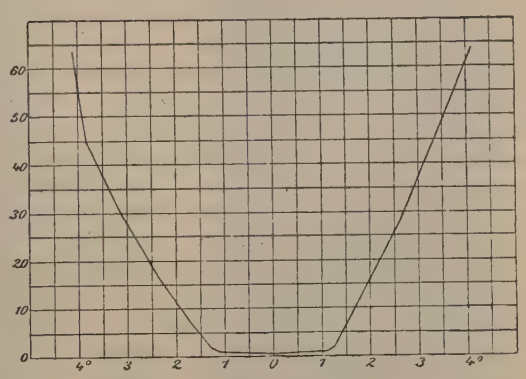


[1]) Vgl. hierzu *H. Parinaud:* Arch. génér. de méd. 403 (1881); C. r. de l'acad. des sc. **93**. 286 (1881); **99**. 937 (1884); **101**. 821, 1078 (1885); 87 (1896); La vision. Paris 1898. — *J. v. Kries:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 1 (1882); Zbl. f. Physiol. 8. 694 (1895); **10**. 1, 148, 745 (1896); Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **9**. 81 (1896); **15**. 247, 327 (1897); **25**. 225 (1901); Arch. f. Ophthalm. **42**. (3). 95 (1896); Klinisches Monatsbl. f. Augenheilkde. **70**. 577 (1923). — *F. B. Hofmann* u. *F. Nußbaum:* Z. f. Biol. **78**. 251 (1923). — *A. Kovács:* Z. f. Sinnesphysiol. **54**. 161 (1922). — *Kurt Vogelsang: Pflügers* Arch. **203**. 1 (1924); **206**. 29 (1924). — *Charpentier:* De la vision avec les divers parties de la rétine. Paris 1877. — Zahlreiche Arbeiten in C. r. de l'acad. des sc. **86**, **91**, **96**, **97**, **100**, **101**. 182, 976 (1885); C. r. de la soc. de biol. **2**. 310, 336, 475 (1885); Arch. ophth. **3**. 12 (1883); **4**. 291, 400, 488 (1884); 27, 114, 196, 289, 294 (1886); **16**. 188, 337 (1896). — *A. v. Tschermak: Pflügers* Arch. **70**. 297 (1898); **82**. 559 (1900); Über physiologische und pathologische Anpassung des Auges. Veit & Cie., Leipzig 1900; Z. f. Biol. **68**. 111 (1918). — *W. A. Nagel* u. *K. L. Schäfer:* Z. f. Psychol. **34**. 271 (1904). — *Vaughan* u. *Boltunow:* Z. f. Sinnesphysiol. **42**. 1 (1907). — *E. Wölfflin:* Arch. f. Ophthalm. **76**. 464 (1910). — *S. Hecht:* J. of general physiol. **20**. 113 (1921). — *A. Kohlrausch: Pflügers* Arch. **196**. 118 (1922). — *Dittler:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **46**. 166 (1912). — [2]) *Kurt Vogelsang: Pflügers* Arch. **206**. 29 (1924).

adaptierten Auge stellt somit die Fovea centralis den Ort der geringsten Erregbarkeit dar. Man hat von einer physiologischen Nachtblindheit, Hemeralopie der Fovea, gesprochen.

Wir haben schon S. 147 darauf hingewiesen, daß die Größe des gereizten Netzhautteiles von Einfluß auf das Zustandekommen einer Lichtempfindung ist[1]). Um dies feststellen zu können, bietet man dem Auge verschieden große, gleichmäßig stark beleuchtete Objekte dar. Es zeigte sich, daß sich das dunkel- und das helladaptierte Auge verschieden verhalten. Ferner sind Unterschiede je nach der in Anspruch genommenen Netzhautstelle vorhanden. Für die Fovea wurde gefunden[2]), daß das Produkt aus Flächengröße des Netzhautbildes und Lichtintensität bei einem Schwellenreiz eine konstante Größe darstellt, oder anders ausgedrückt: die mit Erfolg verknüpfte Erregbarkeit der Zapfenzellen der Fovea ist proportional der Flächengröße des Bildes. Diese Regel gilt jedoch nur für gemischtes weißes Licht und Objektgrößen bis zu einem Gesichtswinkel von 10°. Sie hat für die Netzhautperipherie keine Gültigkeit. Gefunden wurde bei Dunkeladaptation eine fast völlige Proportionalität zwischen den Reizwerten und der Quadratwurzel aus der Flächengröße des Bildes auf der Netzhaut. Ganz anders als das dunkeladaptierte Auge verhält sich das helladaptierte. Eine Beurteilung der Ergebnisse von Versuchen über den Einfluß der Größe des Netzhautbildes auf die mit dem Erfolg einer entsprechenden Empfindung verknüpften Erregung ist im letzteren Zustand viel schwieriger als im ersteren.

Abb. 84.



Ganz besonders interessant ist die Beobachtung, daß bei Dunkeladaptation — allerdings mit individuellen Unterschieden — die Lichtsinnesschwelle niedriger liegt, wenn mit beiden Augen beobachtet wird[3]). Beim helladaptierten Auge findet eine Addition der die Netzhäute beider Augen treffenden Reize nicht statt, jedenfalls nicht in einem feststellbaren Maße. Die erwähnte Beobachtung mahnt uns zur Vorsicht bei der Beurteilung des Einflusses von Lichtreizen auf die Netzhaut.

---

[1]) *Aubert:* Physiologie der Netzhaut. Breslau 1865. — *Th. Treitel:* Arch. f. Ophthalm. **33**. (2). 73 (1887). — *Charpentier:* C. r. de l'acad. des sc. **91**. 995 (1880); Arch. d'ophth. **2**. 487 (1882). — [2]) *H. Piper:* Z. f. Psychol. und Physiol. der Sinnesorg. **32**. 98 (1903); vgl. ferner *L. Loeser;* Beitr. zur Augenheilkunde. Festschrift f. *J. Hirschberg*. 1905. — *K. Hensius:* Z. f. Sinnesphysiol. **43**. 99 (1909). — *T. Fujita:* Ebenda. **43**. 243 (1909). — [3]) Vgl. hierzu *H. Piper:* Z. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane. **32**. 161 (1903). — *E. Wölfflin:* Arch. f. Ophthalm. **61**. 524 (1905). — *W. Lohmann:* Arch. f. Ophthalm. **65**. 365 (1907). — *E. Müller: Pflügers* Arch. **193**. 29 (1921); vgl. auch über monokulare und binokulare Farbenmischungen: *G. F. Rochat:* Arch. néerl. de physiol. **7**. 263 (1922). — *W. Trendelenburg:* Z. f. Sinnesphysiol. **48**. 199 (1913); *Pflügers* Archiv. **201**. 235 (1923).

Das Nichtzustandekommen einer Empfindung bedeutet durchaus nicht, daß peripher, d. h. in der Netzhaut, keine Einwirkung stattgefunden hat. Es reicht nur die eingetretene Veränderung nicht aus, um zentral einen Erfolg zu bedingen, und doch muß auch im Sinneszentrum ein Einfluß vorhanden sein, denn sonst ist nicht zu verstehen, wieso es kommt, daß dann, wenn beide Augen von unterschwelligen Reizen getroffen werden, eine Empfindung vermittelt wird. Sicherlich spielen gerade beim Lichtsinn und der Lichtempfindung zentrifugale Vorgänge eine besonders bedeutsame Rolle. Es ist wohl möglich, daß jeder die Netzhaut des einen Auges treffende Reiz sich reflektorisch derjenigen des anderen mitteilt und dort einen Zustand schafft, der im dunkel adaptierten Auge eine erhöhte Reaktionsfähigkeit bedingt.

Überblicken wir das bisher über das Sehen bei Dunkel- und Helladaptation Mitgeteilte, dann erkennen wir als allgemeine Erscheinung immer wiederkehrende Unterschiede im Verhalten der Lichtempfindung in beiden Zuständen. Wir stoßen weiterhin auf solche, wenn wir uns der Frage nach den Farbenempfindungen zuwenden. Das helladaptierte Auge vermag in der Regel — auf die Ausnahmen kommen wir später zurück — neben weiß und schwarz eine Reihe von solchen zu vermitteln. Es ist nun von größtem Interesse, daß dieses Vermögen dem dunkeladaptierten Auge abgeht[1]). Im Zustand des Dämmerungssehens besteht vollständige Farbenblindheit. Fehlt somit der qualitative Einfluß der Strahlen verschiedener Wellenlängen auf die Lichtempfindung, so schließt das nicht aus, daß quantitative Unterschiede feststellbar sind. Die Prüfung dieser Frage ergab, daß solche bestehen. Betrachtet man im Zustand des Dämmerungssehen ein Spektrum, dann erscheint dieses farblos grau. Als hellste Stelle erscheint jene, an der bei einem lichtstarken Spektrum das reine Grün oder ein etwas gelbliches Grün (etwa 530 $\mu\mu$) gesehen wird, während beim helladaptierten Auge das Maximum der Helligkeit etwa bei 600 $\mu\mu$ (rötlichgelb) liegt. Da, wo sich Rot befindet, nimmt das gut dunkeladaptierte Auge nichts wahr, während nach dem violetten Ende hin das farblose Spektrum ohne erhebliche Verkürzung zu Ende läuft. Besonders überzeugend wirkt der folgende einfache Versuch. Man schneidet sich in etwa Postkartengröße gesättigte farbige Papiere aus und ordnet sie dann bei einer Belichtung, die Farbenempfindung ausschließt, nach dem Eindruck ihrer Helligkeit. Betrachtet man dann die so hergestellte Reihe hellster bis dunkelster Papiere bei zum Erkennen von Farben ausreichender Beleuchtung, dann bemerkt man, daß das hell leuchtende rote Papier am dunkelsten Ende der Reihe steht. Das Orange befindet sich etwa neben einem Dunkelblau. Dieses erscheint jetzt im Hellen sehr viel lichtschwächer als das Orange. An der Stelle, an die wir die uns bei Dunkeladaptation am hellsten erscheinenden Papiere hingelegt haben, erblicken wir die grünen Farbtöne. Um eine quantitative Abschätzung des Reizwertes einer bestimmten homogenen Strahlung für das dunkeladaptierte Auge vornehmen

[1]) Vgl. hierzu *J. v. Kries* u. *W. Nagel:* Z. f. Psychol. und Physiol. der Sinnesorgane. **12**. 29 (1896). — *W. Nagel:* Z. f. Sinnesphysiol. **44**. 5 (1909). — *F. Hillebrand* u. *E. Hering:* Sitzungsber. d. Akad. Wien, mathem.-physik. Kl. **98**. III (1889). — *M. Schaternikoff:* Z. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane. **29**. 255 (1902). — *F. P. Boswell:* Z. f. Sinnesphysiol. **41**. 364 (1906).

Abb 1.

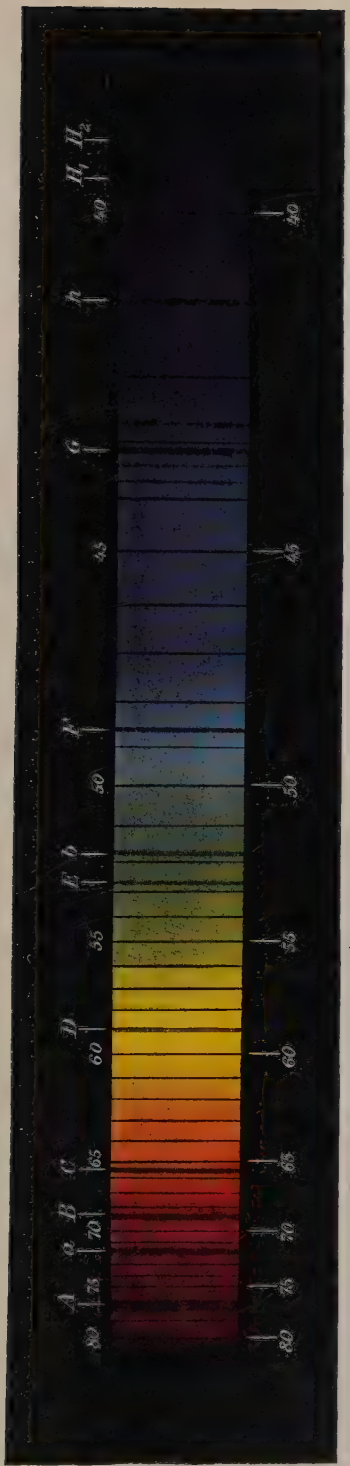
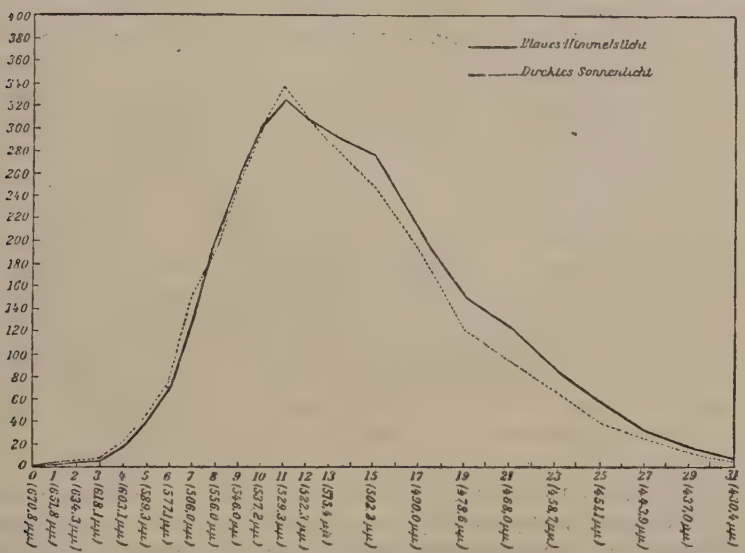


Abb. 2.

zu können, hat man diese in ihrem Intensitätswert mit einem in seiner Intensität abstufbaren Vergleichslicht verglichen und festgestellt, wie stark diese gesteigert werden muß, um derjenigen der zu vergleichenden homogenen Strahlung gleich zu werden. Man erhält so für die einzelnen Lichter eines Spektrums unter einander vergleichbare Werte, genannt Dämmerungswerte und kann sie in ein Koordinatensystem eintragen. In Abb. 85[1]) ist das Ergebnis eines solchen Versuches mitgeteilt. Auf der Abszisse sind die Strahlungen verschiedener Wellenlänge und auf der Ordinate die Dämmerungswerte eingetragen. Diese haben die Bedeutung relativer Reizwerte. In Taf. V, Abb. 1[2]) ist das Aussehen des Spektrums des Sonnenlichtes für den Farbentüchtigen im helladaptierten Zustand des Auges und in Taf. V, Abb. 2[2]) dasjenige für das dunkeladaptierte wieder-

Abb. 85.



Verteilung der Dämmerungswerte im Dispersionsspektrum des Sonnenlichtes und des blauen Himmelslichtes.

gegeben. Es sei hinzugefügt, daß es, worauf wir noch zurückkommen, Personen gibt, die vollkommen farbenblind sind. Es ist von größtem Interesse, daß diese im Hellen das Spektrum genau so sehen, wie der Farbentüchtige beim Sehen in der Dämmerung.

Steigert man die Lichtintensität vom Nullwert angefangen mehr und mehr, und stellt man dem Auge ein Spektrum gegenüber, dann wird zunächst der Moment kommen, in dem sie eine solche Größe erreicht, daß eben in der oben geschilderten Weise ein Spektrum von verschiedenen Helligkeiten ohne jeden Qualitätsunterschied erkannt werden kann. Es ist in diesem Augenblick die allgemeine Schwelle (vgl. hierzu S. 23) für den Lichtreiz erreicht. Wird nun die Lichtintensität fortlaufend verstärkt,

[1]) Entnommen: *M. Schaternikoff:* Z. f. Psychol. und Physiol. der Sinnesorgane. 29. 255 (1902). — [2]) Entnommen: *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. 2. Tafel II.

dann erfolgt schließlich das Erkennen von Farben. Nunmehr ist die für das einzelne homogene Licht spezifische Schwelle vorhanden[1]).

Es ist die Frage aufgetaucht, was es für Folgen hat, wenn dem dunkeladaptierten Auge bei geringer, jedoch zur Erkennung von Farben ausreichender Lichtintensität die homogenen Lichter des sichtbaren Spektrums dargeboten werden. Einen solchen Zustand haben wir beim Aufwachen. Die Augen sind dunkeladaptiert. Auf sie wirkt das schwache Licht des Tagesanbruches ein. Es machen sich nunmehr zwei Wirkungen geltend. Auf der einen Seite kommt die starke Erregungswirkung der mittelwelligen (grünen und zyanblauen) Strahlen unter Ausschaltung der Wirkung der roten auf die dunkeladaptierten Stellen der Netzhaut zur Geltung. Auf der anderen Seite haben wir die bekannte Farbenempfindung des helladaptierten Auges. Es hat das Zusammenwirken der dunkel- und helladaptierten Stellen des Auges zur Folge, daß beim Betrachten von grünen und blauen Objekten zu der spezifischen Farbenempfindung die farblose Empfindung des Dämmerlichtes hinzukommt. Dadurch wird bewirkt, daß die genannten Farben so gesehen werden, wie wenn ihnen objektiv Weiß beigemischt wäre. Sie erscheinen heller und zugleich ungesättigter, als dann, wenn sie von einem helladaptierten Auge betrachtet werden. Eine besondere Stelle nimmt das Rot ein. Es tritt bei gleichzeitiger Wirkung von Dunkel- und Helladaptation kein Einfluß auf den Sättigungsgrad und die Helligkeit in Erscheinung, weil es im ersteren Zustand ja keinen Reizwert entfaltet. Die Folge der geschilderten Verhältnisse ist, daß im gemischten Tages- und Dämmerungssehen rote und auch noch orangefarbene Objekte verhältnismäßig dunkler aussehen als blaue und grüne. Man nennt dieses Phänomen nach seinem ersten Beobachter das *Purkinje*sche[2]). Vergleicht man z. B. rote, blaue und grüne Papierstücke, von denen das erstere bei voller Tageshelligkeit etwas heller erscheint als die beiden letzteren, dann bemerkt man, daß bei Abnahme der Helligkeit das Rot alsbald dunkler wird[3]).

Wir erkennen auch bei diesem Versuche die Bedeutung der Einstellung der Netzhaut auf Hell oder Dunkel. Es war nun aus Gründen, auf die wir bald zurückkommen werden, von größter Bedeutung, festzustellen, ob das *Purkinje*sche Phänomen auf allen Teilen der Netzhaut auslösbar ist. Wir haben auf S. 49 dargelegt, daß bei uns in der Fovea centralis nur Zapfenzellen vorkommen, während in den anschließenden Netzhautteilen Stäbchenzellen neben diesen auftreten. Gegen die Ora serrata zu übertreffen diese letzteren mehr und mehr an Zahl die Zapfenzellen. Daß die peripheren Netzhautteile jene gemischte Wirkung von Tages- und Dämmerungssehen vermitteln, ist eindeutig bewiesen. Von der Fovea centralis aus soll nach der Ansicht der einen Forscher das *Purkinje*sche Phänomen nicht auslösbar sein[4]). Nach Beobachtungen anderer Autoren, soll es jedoch auftreten. Es ist

---

[1]) Vgl. hierzu *Butz:* Untersuchungen über die physiol. Funktionen der Peripherie der Netzhaut. In.-Diss. Dorpat 1883; vgl. ferner *Parinaud, König, v. Kries, Charpentier, Tschermak* u. a. Zitat: Fußnote 1, S. 150. — [2]) *Purkinje:* Neue Beiträge zur Kenntnis des Sehens in subjektiver Hinsicht. 109. Berlin 1825. — Vgl. zu dem ganzen Problem auch *W. Nagel* in *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **2**. 302. — [3]) Vgl. hierzu *F. Hillebrand:* Sitzungsber. der Wiener Akad. der Wissensch. III. Abt. **98**. 70 (1889). — [4]) Vgl. hierzu *W. Nagel* in *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **2**. 305. — *C. Ladd-Franklin:* Mind. (N. S.). 2. Nr. 8. 473 (1893). — *H. Ebbinghaus:* Z. f. Psychol. u. Physiol. der

leicht möglich, daß, abgesehen von Versuchsfehlern, die dadurch bedingt sein können, daß außer der Fovea centralis unmittelbar angrenzende Netzhautanteile belichtet worden sind, individuelle Unterschiede in der Ausdehnung des reinen Zapfengebietes eine bedeutsame Rolle spielen[1]). Es ist in der Tat erwiesen, daß die Beimengung von Stäbchen, vom Zentralpunkt der Fovea centralis aus gerechnet, in individuell verschiedenem Abstand einsetzt. Es ist bei der hohen Bedeutung, die eine klare Entscheidung der Frage hat, ob die Fovea centralis sich ganz allgemein beim Sehen im Hellen und im Dunkeln absolut verschieden wie die übrigen Netzhautanteile verhält oder nur relativ[2]), von größter Wichtigkeit, wenn weitere, möglichst umfassende Untersuchungen über die Ausdehnung des reinen Zapfengebietes in der genannten Netzhautgegend durchgeführt würden.

Der so außerordentlich bedeutsame Versuch über das Auftreten des *Purkinje*schen Phänomens ist z. B., wie folgt, durchgeführt worden[3]). Man bietet dem Auge zwei große ($^1/_2$—$^3/_4$ m^2) farbige Flächen dar, und zwar eine rote und blaue bzw. grüne. Die Farben werden so gewählt, daß bei Helladaptation das Rot deutlich heller aussieht als das Blau (bzw. Grün). Blickt nun der dunkeladaptierte Beobachter aus einer Entfernung von 5—6 *m* auf die farbigen Flächen, deren Beleuchtung bedeutend herabgesetzt ist, dann erscheint das Rot tief schwarzrot und das Blau hellbläulichweiß. Wird die Verdunklung weiter gesteigert, dann verschwindet die Farbe Rot schließlich ganz. An ihrer Stelle erscheint Dunkelgrau bis Schwarz. Wird durch Abdecken der farbigen Flächen ein so kleines Feld hergestellt, daß dessen Bild auf der Fovea centralis Platz hat, dann bleibt bei deren Fixieren auch nach Herabsetzung der Beleuchtung der farbigen Felder das Rot heller als das Blau, d. h. das *Purkinje*sche Phänomen fehlt. Dieser Beobachtung ist allerdings, wie schon erwähnt, widersprochen worden.

Es sei hier noch jener interessanten Forschungen gedacht, die zum Ziel hatten, die kleinste zur Erregung ausreichende Energiemenge festzustellen, und zwar unter Vergleichung des hell- und dunkeladaptierten Auges und des zentralen und peripheren Sehens bei Verwendung verschiedener Lichtreize. Bei Benützung von blaugrünem Licht (507 $\mu\mu$ Wellenlänge) wurden bei bester Dunkeladaptation für die Ausnützung der Energie Werte, die zwischen 1,3 und $2{,}6.10^{-10}$ Erg.[4]) pro Sekunde liegen, gefunden. Für dauernd sichtbares Licht ergaben sich $5{,}6.10^{-10}$ Erg. pro Sekunde als wirksam. Bei Verwendung von Natriumlicht (589 $\mu\mu$ Wellenlänge) und rein fovealem Sehen wurde im Zustand geringer Dunkeladaptation der eben noch wirksame

---

Sinnesorgane. **5**. 145 (1893). — *A. Tschermak: Pflügers* Archiv. **70**. 297 (1898). — *J. v. Kries* u. *W. Nagel:* Z. f. Psychol. und Physiol. der Sinnesorgane. **23**. 161 (1900). — [1]) *G. Fritsch:* Über Bau und Bedeutung der Area centralis des Menschen. Berlin 1908. — [2]) *Fr. W. Fröhlich* und *K. Vogelsang: Pflügers* Archiv. **207**. 110 (1925). — *H. Vogelsang: Pflügers* Arch. **207**. 117 (1925); vgl. auch *E. Hering: Pflügers* Arch. **54**. 292 (1893). — *W. Dieter:* Arch. f. Ophthalm. **113**. 141 (1924). — *H. Laurens:* Americ. j. of physiol. **67**. 348 (1924). — [3]) *O. Lummer:* Verhandl. d. deutschen physikal. Gesellsch. **6**. Nr. 2 (1904). — [4]) Erg. = Arbeitseinheit = jener Arbeit, die geleistet wird, wenn etwa 1 *mg* 1 *cm* hoch gehoben wird.

Energiewert zu $31{,}6.10^{-10}$ Erg. in der Sekunde gefunden, und zwar gilt dieser Wert für Momentreize. Bei längerer Dauer des Reizes waren 16—20mal größere Energiemengen pro Sekunde erforderlich. Es ergeben somit auch die vergleichenden Untersuchungen über die kleinsten Energiemengen, die eben noch einen Erfolg zeitigen, einen sehr deutlichen Unterschied im Verhalten von Stäbchen- und Zapfenzellen. Die zur Reizung der Netzhautperipherie nötigen Energiemengen machen nur etwa den 15fachen Betrag jener aus, die erforderlich sind, um von der Fovea aus einen Erfolg in Gestalt einer Lichtempfindung zu vermitteln[1]).

Wir haben nun eine ganze Reihe von Erscheinungen kennen gelernt, die eindeutig beweisen, daß die Netzhaut in ihren Funktionen nicht als eine Einheit betrachtet werden darf. Immer wieder stoßen wir auf ein unterschiedliches Verhalten zwischen der Fovea centralis bzw. dem reinen Zapfenzellengebiet und den übrigen Netzhautanteilen. Dieser Befund ist für alle Probleme, die in Beziehung zum Lichtsinn und zur Lichtempfindung stehen, von grundlegender Bedeutung. Er verlangt, daß die beiden genannten Netzhautanteile stets getrennt auf ihr Verhalten bei bestimmten Einwirkungen geprüft werden. Immer ergeben sich Besonderheiten.

Wir wollen uns im Bestreben zu einem Einblick in die Wechselbeziehungen zwischen objektivem Reiz, der Reizauslösung und allen jenen Vorgängen zu gelangen, die dem Sehvorgang zugrunde liegen, weiteren, den Lichtsinn und die Lichtempfindungen betreffenden Beobachtungen zuwenden. Es interessiert uns, zu erfahren, in welchen Beziehungen der zeitliche und örtliche Verlauf des Erregungsvorganges zum Reize steht. Ein einfacher Versuch gibt uns Antwort auf die erstere Frage. Blicken wir auf eine helle Fläche auf grauem Grund, so verschwindet nach Ausschaltung des Reizlichtes die entsprechende Lichtempfindung nicht sofort. Diese Erscheinung ist um so ausgesprochener, je stärker der angewandte Reiz ist. Sie hält auch entsprechend länger an. Zunächst erkennen wir das Objekt, das wir betrachtet haben, nach Farbe und Form, so, wie es aussieht, dann folgen charakteristische Änderungen. Das Helle des Objektes erscheint dunkel und umgekehrt. Farben erscheinen in der Kontrastfarbe. Man spricht von Nachbildern, und zwar nennt man solche, die das gesehene Objekt unverändert wiedergeben, positive und die veränderten negative[2]). Im letzteren Falle hat man auch von einem sukzessiven Kontrast gesprochen. Man blicke am besten nach vorausgehender Dunkeladaptation des Auges in Taf. VI auf den schwarzen Kreis und richte den Blick nach etwa 15—30 Sekunden auf die graue Innenfläche oder die weiße Fläche der Umgebung, wobei sorgfältig jede größere Bewegung des Auges zu vermeiden ist. Es erscheint der Kreis

---

[1]) Vgl. hierzu *J. v. Kries* (u. *Hyster*): Abhandl. zur Physiol. der Gesichtsempfindungen. Heft 3. 105. Joh. Ambros. Barth, Leipzig 1908. — *F. P. Boswell:* Ebenda. Heft 3. 162 (1908). — *P. L. Nouy:* J. of general physiol. **3**. 743 (1921). — Vgl. auch *H. Piéron:* C. r. de l'acad. des sciences. **178**. 966 (1924); **180**. 462 (1925). — *M. M. Monroe:* Psychol. monogr. **34**. 1 (1925). — [2]) Positive und negative Nachbilder von Fenstern hat *Peiresc:* [Vita. 175 (1634)] zuerst beschrieben. Vgl. weitere Mitteilungen über die interessante Geschichte der genannten Nachbilder und ihren großen Einfluß auf die Theorie des Sehens bei *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **2**. 221.

nunmehr anstatt dunkel hell. Ferner stelle man bei Fixierung der farbigen Kreise fest, welche Empfindung entsteht, wenn der Blick auf die graue Innenfläche gerichtet wird. Der rote Kreis erscheint grünblau, der gelbe blaß bläulich, der grüne rosarot, der blaue gelb usw. Ganz besonders schön zeigt sich die ganze Erscheinung, wenn man nach dem Fixieren der einzelnen Farbenkreise jeweilen die Augen schließt. Man betrachte auch in Taf. VII, Abb. 1, die einzelnen Felder und schließlich das Bild in seiner Gesamtheit und blicke dann auf eine weiße oder graue Fläche, bzw. man schließe die Augen. Man erhält dann einen tiefen Eindruck negativer Nachbilder.

Eine weitere Beobachtung ist die folgende: Kleben wir auf eine schwarze Scheibe ein kleines Stück weißen Papieres, und setzen wir jene in rotierende Bewegung, so können wir, so lange diese eine langsame ist, dem weißen Fleck gut folgen. Wir erkennen ihn als eine Einzelerscheinung auf der schwarzen Fläche. Steigern wir die Umdrehungsgeschwindigkeit der Scheibe, dann haben wir den Eindruck, als befände sich auf der schwarzen Fläche ein grauer Ring. Wir vermögen keine Einzelerscheinung von seiten des weißen Fleckes mehr zu unterscheiden [1]). Wir bemerken keinen weißen Ring, sondern einen grauen, weil der Lichteindruck nicht so stark ist, wie, wenn fortlaufend — anstatt mit Unterbrechungen, wie es im erwähnten Versuch der Fall ist — weißes Licht auf die Netzhaut fallen würde. Bewegt sich übrigens das Auge, und zwar so, daß der Fixierpunkt sich in der gleichen Richtung fortbewegt, wie der helle Fleck, so kann dieser sichtbar werden, d. h. die Kontinuität des grauen Kreises wird durchbrochen [2]).

Abb. 86.

In diesem Zusammenhange sei noch der folgenden Beobachtung gedacht. Wir lassen eine Scheibe, die schwarze und weiße Sektoren aufweist, vgl. Abb. 86, rotieren. Die letzteren reflektieren viel Licht, während die ersteren als lichtlos zu betrachten sind. Setzen wir die Scheibe mit immer zunehmender Geschwindigkeit in Rotation, dann beobachten wir folgendes. Zunächst erkennen wir die einzelnen Sektoren noch. Bald werden die Grenzen derselben gegen einander unscharf. Schließlich haben wir nur noch eine einheitliche Empfindung, nämlich die einer gleichmäßig grauen Fläche. Ihre Helligkeit ist gleich derjenigen, die entstehen würde, wenn das von den weißen Sektoren reflektierte Licht gleichmäßig über die ganze Fläche verteilt wäre (*Talbot*scher

---

[1]) Über den geringsten Zeitabstand für zwei auf einander folgende Reizungen durch homogenes Licht, die getrennt wahrgenommen werden, vgl. u. a. *A. C. Hardy:* Proceed. of the nat. acad. of sciences. **6**. 221 (1920). — [2]) Vgl. hierzu *Dove: Poggendorffs* Ann. **71**. 122. — *Montigny:* Bull. de Bruxelles. **18**. 4 (1847).

Satz)[1]). An Stelle der schwarzen und weißen Sektoren können wir auch farbige nehmen. Wir erhalten dann je nach Helligkeit (Quantität) und Farbe (Qualität) eine ganz bestimmte Empfindung. Wir werden auf diese Methode der subjektiven Farbenmischung noch eingehender zurückkommen. Hier sei nur hervorgehoben, daß auch sie nur möglich ist, weil der Erregungsablauf in der Netzhaut Zeit bedarf. Wichtig ist, daß die verschiedenen homogenen Strahlen verschieden lange Zeit brauchen, um das Maximum der Erregung auszulösen; ferner klingt sie nicht gleich schnell ab. Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß mit der Tatsache des den Reiz überdauernden Erregungszustandes die Beobachtung in Zusammenhang steht, daß Bilder, die einander folgende Phasen von Bewegungen darstellen, sobald sie dem Auge mit genügender Schnelligkeit hinter einander dargeboten werden, die Empfindung eines Bewegungsvorganges auslösen (Stroboskop, Kinematograph). Hinreichend schnell wiederholte Lichteindrücke ähnlicher bzw. gleicher Art üben die gleiche Wirkung auf das Auge aus, wie wenn eine dauernde Beleuchtung stattfände.

Die Erklärung für die erwähnten Phänomene liegt in folgender Eigentümlichkeit der Beziehung von Reizdauer und Erregungsdauer: es überdauert die Erregung den Reiz. Wir wollen gleich hervorheben, daß in diesem Befunde keine für das Sinnesepithel des Auges spezifische Erscheinung vorliegt. Wir bemerken ganz allgemein, daß der Erfolg den Reiz mehr oder weniger lang überdauert. So beobachten wir, daß bei der Ausübung eines Reizes zunächst Zeit vergeht, bis z. B. ein Muskel sich zusammenzieht. Der Reiz hat aufgehört, einzuwirken, bevor das Erfolgsorgan die zu erwartende Reaktion in Gestalt einer Kontraktion zeigt. Jeder Reiz bedingt von einer bestimmten Größe an Veränderungen. Er bedeutet für diese den Anstoß, die Auslösung. Ist er gegeben, dann vollziehen sich nunmehr automatisch bestimmte Vorgänge, wie Ionenwanderung nach erfolgter Zustandsänderung kolloider Teilchen usw. Ebenso löst der Lichtreiz bestimmte Vorgänge in der Netzhaut aus, die Zeit zu ihrer Entwicklung und zu ihrem Ablauf brauchen und sich je nach der erfolgten Intensität des Reizes und seiner Dauer in verschiedenem Umfang auswirken. Folgt dem vorhergehenden Reiz ein zweiter so rasch nach, daß die durch ihn bedingten Veränderungen noch mit jenen zusammentreffen, die der erstere hinterlassen hat, dann kommt es zur Verschmelzung der Einzelempfindungen zu einer gemeinsamen Empfindung. Sehr wichtig ist auch, daß bei kurzer Reizdauer die Empfindung nicht sofort zur vollen Höhe ansteigt, vielmehr vergeht Zeit, bis diese erreicht ist.

Man hat die Empfindung, die während kurzer Reizzeit eintritt, und sie etwas überdauert, primäres Bild genannt. Es folgt diesem bei Dunkeladaptation ein farbloser Schein. Dieser Empfindungsvorgang entspricht einer besonderen, verspäteten Erregung. Hierauf entsteht die Empfindung eines dunklen Intervalles, worauf nochmals eine Empfindung zustande

---

[1]) *Talbot:* Philosoph. magaz. Nov. 327 (1834); **4**. 113. (1834). — Vgl. auch *Plateau: Poggendorff*'s Ann. **20**. 304 (1829); 22. 647 (1833); **35**. 457 (1835); **37**. 464 (1836); **78**. 563 (1849); **79**. 269 (1849); **80**. 150. 287 (1849). — Vgl. ferner *A. Kleiner: Pflüger*s Arch. **18**. 542 (1878). — *K. Marbe: Pflüger*s Arch. **97**. 335 (1904); **100**. 487 (1903); **102**. 473 (1904). — *G. Martius: Pflüger*s Arch. **99**. 95 (1903); **101**. 554 (1904).

kommt. Diese hat man als sekundäres oder *Purkinje*sches Bild[1]) bezeichnet. Es ist bei ungefärbtem, primärem Bild auch ungefärbt, bei gefärbtem gegenfarbig. Es soll in der Fovea centralis ganz fehlen. Unter Umständen kann nach einem nochmaligen dunklen Intervall ein tertiäres Bild folgen[2]). Die eben geschilderten Erscheinungen werden am deutlichsten wahrgenommen, wenn in einem sonst ganz dunklen Gesichtsfeld ein helles Objekt in einer kreisförmigen Bahn bewegt wird. Bei mäßig raschem Umlauf desselben entsteht der Eindruck als würde das *Purkinje*sche Bild hinter dem leuchtenden Objekt — in bestimmten Abstand von ihm durch einen dunklen Zwischenraum getrennt — als zweites Objekt herlaufen[3]). Man erkennt aus dieser Schilderung, daß der einem Reize folgende Erregungsablauf kein einfacher Vorgang sein kann. Unwillkürlich drängt sich der Gedanke auf, daß er durch das verschiedene Verhalten verschiedener Sinnesepithelien bedingt sein könnte, und mehrere Erregungsarten sich im Ablauf der Erregung auswirken. Insbesondere hinterlassen die negativen Nachbilder den Eindruck tiefgehender Veränderungen in der Netzhaut, die zu bestimmten Erregungszuständen führen, als deren Erfolg wir bestimmte Empfindungsarten vor uns haben[4]).

Es ist versucht worden, den zeitlichen Ablauf des Erregungsvorganges beim hell- und dunkeladaptierten Auge vergleichend zu verfolgen. Es zeigte sich, daß bei kurz dauernden Reizen die Reaktion beim letzteren eine trägere ist als beim ersteren. Es läßt sich das z. B. dadurch feststellen, daß man bei subjektiv gleicher Helligkeit (objektiv sehr verschiedener!) für das hell- oder dunkeladaptierte Auge eine Scheibe mit schwarzen und weißen Sektoren kreisen läßt und feststellt, bei welcher Umdrehungsgeschwindigkeit die Sektoren, deren Zahl bekannt ist, nicht mehr scharf gesehen werden, bzw. Flimmern eintritt, oder, was sicherer feststellbar ist, beobachtet, wann die Verschmelzung des Gesamteindruckes zu einem gleichmäßig auf die Scheibe verteilten Grau erfolgt[5]).

Sehr interessant ist auch die Verfolgung der Sehschärfe des hell- und dunkeladaptierten Auges. Ein Vergleich ist nicht ohne

---

[1]) *Purkinje:* Zur Physiologie der Sinne. **2.** 110 (1825). — [2]) Vgl. hierzu *S. Exner:* Sitzungsber. d. Wiener Akad., math.-naturw. Kl. 3. Abt. **65.** (1872). — *Young:* Philos. magaz. 343 (1872). — *A. Charpentier:* C. r. c. l'acad. des sc. **113.** 147 (1891); C. r. de la soc. de biol. 1890 und 1891. — Archives de physiol. **24.** 541, 629 (1892). — *S. H. Bidwell:* Proceed. of the royal soc. **56,** 132, 268 (1899); **64.** 24 (1899); 68. 262 (1901). — *C. Hess: Pflüger*s Archiv. **49.** 190 (1891); **95.** 1 (1903); **101.** 226 (1904); Arch. f. Ophthalm. **40.** (2). 259 (1894); **44.** (3). 445 (1897); **51.** (2). 225 (1900); Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **27.** 1 (1902); Arch. f. Augenheilk. **44.** (3). 245 (1901). — *J. v. Kries:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **12.** 81 (1896); **19.** 175 (1899); **25.** 239 (1901); **29.** 81 (1902). — *H. G. Hamaker:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **21.** 1 (1899). — *F. W. Fröhlich:* Z. f. Sinnesphysiol. **52.** 52, 60 (1921); **53.** 79, 108 (1921). — *Max H. Fischer: Pflüger*s Arch. **198.** 311 (1923). — [3]) Vgl. hierzu auch *R. Dittler* und *J. Eisenmeyer: Pflüger*s Arch. **126.** 610 (1909). — *Carl v. Hess: Pflüger*s Arch. **101.** 226 (1904); **179.** 50 (1920). — *Friedr. W. Fröhlich:* Z. f. Sinnesphysiol. **52.** 60 (1921); **53.** 79, 108 (1921). — [4]) Vgl. über Studien über das *Purkinje*sche Phänomen im Nachbilde im hell- und dunkeladaptierten Auge. *Max Heinrich Fischer: Pflüger*s Arch. **198.** 311 (1923). Hier findet sich weitere Literatur. — [5]) Vgl. hierzu *W. Nagel* in *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **2.** 314. — *M. Schaternikoff:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **29.** 241 (1902). — Vgl. auch *Friedr. W. Fröhlich:* Z. f. Sinnesphysiol. **53.** 79 (1921). Hier findet sich weitere Literatur. — *Porter:* Proceed. of the royal soc. London. **70.** 313. — *J. v. Kries:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **32.** 113 (1903).

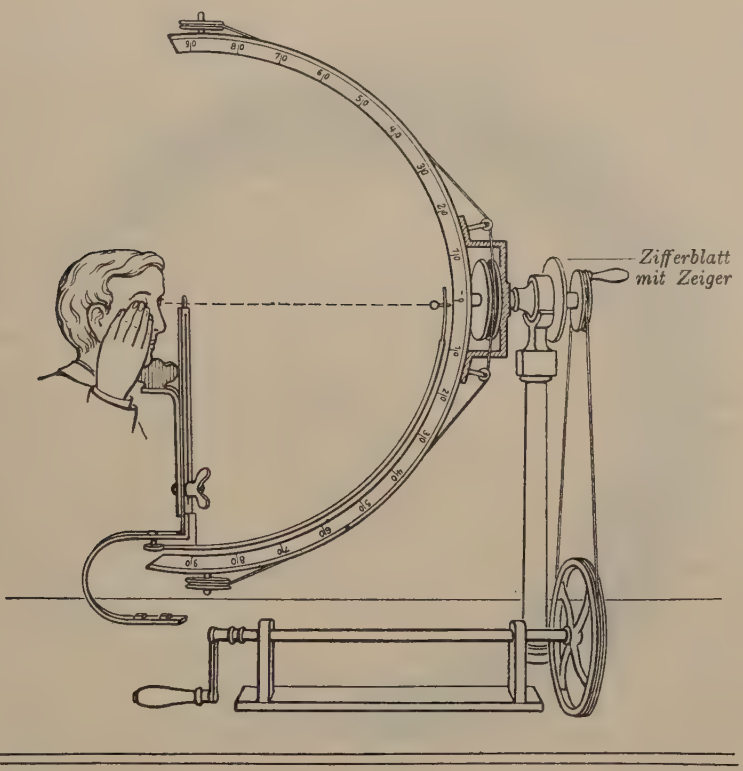
weiteres gegeben, überwiegt doch an und für sich das „Tagessehen" das „Dämmerungssehen" an Sehschärfe bei weitem. Verglichen werden kann nur diejenige eines gut dunkeladaptierten mit derjenigen eines helladaptierten Auges bei objektiv gleicher Beleuchtungsintensität oder subjektiv gleicher Helligkeit. Im letzteren Falle muß die objektive Beleuchtung der Sehproben für das dunkeladaptierte Auge viel kleiner sein als für das helladaptierte[1]). Er ergaben sich in bezug auf die dunkel- und helladaptierte Peripherie der Netzhaut nur geringe Unterschiede in der Sehschärfe bei gleicher Beleuchtung. Sehr schön kann man bei derartigen Untersuchungen unter Ansteigenlassen der Beleuchtungsintensität die Zone der Dunkeladaptation mehr und mehr überschreiten und verfolgen, wie Dämmerungs- und Tagessehen sich in den Beziehungen zwischen Beleuchtungsstärke und Sehschärfe verschieden verhalten. Beim letzteren besteht eine größere Abhängigkeit von der Lichtstärke als im dunkeladaptierten Auge. Auch hier stoßen wir wiederum auf ein ganz verschiedenes Verhalten des „Hell-" und „Dunkelauges".

Für die Beurteilung der Funktionen der einzelnen Anteile des Sinnesepithels der Netzhaut ist weiterhin die folgende Feststellung von größter Bedeutung. Schließen wir das eine Auge, und fixieren wir mit dem anderen unverwandt einen in gewissem Abstande von ihm befindlichen Punkt, und wird nun aus einer größeren Entfernung aus verschiedenen Richtungen (von oben oder unten, links oder rechts) dem zu prüfenden Auge ein Gegenstand — im einfachsten Fall ein Finger der den Versuch leitenden Person — genähert, dann erblicken wir diesen erst dann, wenn er sich in einem bestimmten Abstand vom Auge befindet. Wir können so ganz roh die Grenzen jenes Feldes feststellen, innerhalb dessen Gegenstände Bilder auf Netzhautanteile entwerfen, die einer Erregung fähig sind und Lichtempfindung vermitteln. Man hat jenen Bezirk Gesichtsfeld genannt. Für die von praktischen Gesichtspunkten aus sehr wichtige Bestimmung dieses Feldes sind besondere Apparate, Perimeter genannt, konstruiert worden[2]). Sie bestehen im Prinzip aus einem am Rande in Grade eingeteilten Halbkreis, der, an einem Pfeiler befestigt, sich nach verschiedenen Richtungen drehen läßt (vgl. hierzu Abb. 87, S. 161). Die Einstellung des Halbkreises in verschiedene Meridiane wird durch einen Zeiger, der mit der Achse, um welche die Drehung des ersteren erfolgt, fest verbunden ist, auf einem mit Einteilung versehenen Ziffernblatt angezeigt. Während nun, wie in Abb. 87 dargestellt ist, die Versuchsperson einen weißen Knopf (oder eine sonstige festgesetzte Stelle) fixiert und dabei jede Bewegung des Kopfes und des Auges vermeidet, wird zunächst bei senkrechter Stellung des Halbkreises eine kleine weiße Fläche von oben und dann von unten her auf dessen Bahn soweit herangeführt, bis angegeben wird, daß sie sichtbar geworden ist. Am Rande des Halbkreises liest man jene Stellung der weißen Fläche ab, von der aus ihre Erkennung erfolgt ist. Man trägt die gefundenen Werte in ein sogenanntes Gesichtsfeldschema ein (vgl. Abb. 88, S. 162). Dieses besteht aus konzentrisch angeordneten Kreisen, die von Meridianen geschnitten werden.

[1]) *S. Bloom* und *S. Garten: Pflüger*s Arch. **72**. 372 (1898). — *J. v. Kries:* Zentralbl. f. Physiol. 8. 694 (1895). — *A. König:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., Berlin. 559. 13. Mai 1897. — [2]) *H. Aubert* und *Förster:* Arch. f. Ophthalm. **3**. (2). 1 (1857); *Poggendorff*s Ann. **115**. 87 (1862).

Die eben erwähnten Befunde würden wir in den vertikalen Meridian eintragen, d. h. an der der Gradeinteilung am Halbkreis entsprechenden Stelle des genannten Meridians je einen Punkt anbringen. Hierauf stellen wir den Halbkreis z. B. horizontal und nähern nunmehr das weiße Täfelchen von der nasalen und dann von der temporalen Seite aus. Wiederum merken wir uns jedesmal jene Stelle, von der aus es erkannt wird. So würden wir nach einander mehrere Meridiane einstellen und jedesmal den erhobenen Befund in das Gesichtsfeldschema eintragen. Schließlich verbindet man in diesem sämtliche ermittelten Werte mit einander und er-

Abb. 87.



hält so die Grenzen des Gesichtsfeldes. Es erstreckt sich weiter nach außen als nach innen, weil die Nase bei geradeaus gerichtetem Blick Strahlen vom Auge abhält. Man hat das Sehen mit der Fovea centralis direktes und dasjenige mit den anderen Teilen der Netzhaut indirektes genannt. Fixieren wir ein Objekt, dann ist das Auge so eingestellt, daß sein Bild auf die Fovea centralis fällt. Wir erkennen dabei auch solche Gegenstände, die nicht auf der Stelle des schärfsten Sehens — eben der Fovea — zur Abbildung gelangen, jedoch vermittelt das indirekte Sehen keine so deutlichen Wahrnehmungen, wie das direkte. Das erstere macht nur ganz allgemein auf die Anwesenheit von Objekten im Gesichtsfeld aufmerksam und bewirkt, daß das Auge so eingestellt

wird, daß ihr Bild auf die Fovea zu liegen kommt. Von der großen Bedeutung des indirekten Sehens für unsere ganze Orientierung im Raume kann man sich leicht durch den folgenden, einfachen Versuch überzeugen. Man schließt das eine Auge und blickt mit dem anderen durch ein Rohr. Es ist nunmehr das indirekte Sehen ausgeschaltet. Wir vermögen nur den Inhalt des kleinen Gesichtsfeldes zu überblicken, der im wesentlichen dem Bereich der Fovea entspricht. Die Folge davon ist, daß uns alle Vorkommnisse entgehen, die unter normalen Verhältnissen in der peripheren Netzhaut zur „Meldung" kommen und bewirken würden, daß zu ihrer genauen Erkennung die Stelle des direkten Sehens zur Ein-

Abb. 88.

stellung käme. So ereignet es sich, daß wir beim betreffenden Versuche bald da, bald dort gegen Gegenstände anrennen, stolpern, kurz und gut, das Gefühl großer Unsicherheit erhalten.

Wir sind aus ganz bestimmten Gründen an dieser Stelle auf die Feststellung der Gesichtsfeldgrenzen bei unbewegtem Auge — sobald dieses seine Lage verändert und ferner beide Augen zusammenwirken, dann erweitert sich das Gesichtsfeld ganz bedeutend — eingegangen, weil wir sie und die Versuchsanordnung kennen müssen, um die folgende Beobachtung verstehen zu können. Wir können an Stelle der erwähnten weißen Fläche eine farbige nehmen und den ganzen Versuch wiederholen. Wir wählen als Farben rot, grün, gelb und blau. Es sei vorausgeschickt,

daß die Fovea centralis eine ganze Reihe farbiger Empfindungen zu vermitteln imstande ist. Wir bezeichnen sie als farbentüchtig. Begeben wir uns von ihr aus nach der Peripherie der Netzhaut, dann bemerken wir, daß die Fähigkeit, Farbenempfindungen zu vermitteln, Einschränkungen erfährt. Auch bei dieser Prüfung muß, um zu verhindern, daß das Bild des farbigen Objektes auf die Fovea fällt, ein bestimmter Punkt fixiert und das Auge unbewegt gelassen werden. In geringer Entfernung von der Fovea erscheinen rote und grüne Objekte (sie müssen klein gewählt werden!) entweder gelblich oder bläulich oder weißlich. Wir können die Grenze dieser Netzhautzone, von der aus die Empfindungen Weiß und Schwarz, Gelb und Blau vermittelt werden, jedoch nicht Rot und Grün, feststellen. Je nach der Intensität der Beleuchtung und der Größe der Objekte ist sie etwas verschieden. Wir haben somit einen Bezirk der Retina vor uns, der als teilweise farbenblind zu bezeichnen ist. Begeben wir uns zu noch weiter peripher gelegenen Netzhautteilen, dann wechselt das Bild. Es werden Gelb und Blau immer weißlicher gesehen, und schließlich kommen wir im peripher sten Teil der Netzhaut in eine Zone vollständiger Farbenblindheit[1]). Jedoch zeigt diese nicht ein Verhalten, wie wir es bei einer großen Anzahl von vollständig Farbenblinden antreffen, bei denen, wie wir es weiter unten (S. 164) schildern werden, das Maximum der Helligkeit im Spektrum im Gelbgrün zu finden ist, vielmehr ist es das Gelb das den größten Helligkeitswert beim Sehen mit den peripher sten Netzhautteilen aufweist. Übrigens ist auch die unmittelbare Umgebung der Sehnervenaustrittsstelle vollständig farbenblind[2]). Es folgt dann eine Zone, von der Blau-Empfindung vermittelt wird; dann folgt eine solche für Gelb-, anschließend eine weitere für Grün- und schließlich eine solche für Rot-Empfindung. Wir haben in gewissem Sinne eine Wiederholung des Verhaltens der übrigen Netzhautfläche — vom Zentrum bis zur äußersten Peripherie betrachtet — vor uns.

Die mitgeteilten Beobachtungen lenken unsere Aufmerksamkeit auf die Verteilung der beiden Sinnesepithelarten in der Netzhaut. In der Fovea centralis haben wir, wie wiederholt betont, ausschließlich Zapfen. Es folgen dann peripherwärts Zonen, in denen solche mit Stäbchen gemischt sind. Die letztere Zellart nimmt an Zahl mehr und mehr zu. In der peripher sten Gegend der Netzhaut sind sie sehr wahrscheinlich die einzig funktionierenden Sinnesepithelzellen. Es ist naheliegend, den Zapfenzellen allein die Fähigkeit zuzuerkennen, Farbenempfindungen zu vermitteln. Freilich ist damit noch nicht erklärt, weshalb es eine Zone der Netzhaut gibt, die Rot- und Grün-Empfindung nicht zu vermitteln vermag.

Es ist nun von größtem Interesse, daß die von uns dargestellten Verhältnisse in bezug auf das Erkennen von Farben nicht ganz allgemeine Gültigkeit haben. Fassen wir diese noch einmal zusammen: vollkommene Farbenblindheit im Dämmerungssehen, ferner volles Farbenerkennungsvermögen bei Helladaptation, wenn der entsprechende

[1]) Vgl. hierzu *C. Hess:* Arch. f. Ophthal. **35**. (4). 1 (1889); Arch. f. Augenheilkde. **85**. 1 (1919). — *E. Engelking* u. *A. Eckstein:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkde. **64**. 88, 664 (1920). — *E. Engelking:* Arch. f. Ophthal. **104**. 75 (1921). — [2]) *Ebbecke: Pflügers* Arch. **185**. 173 (1920).

Lichtreiz die Fovea centralis und die nächste Umgebung trifft, endlich teilweise Farbenblindheit in einer Zone der peripheren Netzhaut. Diese grenzt nach der Ora serrata zu an eine solche völliger Farbenblindheit. Wir kennen nun, um mit dem Maximum an Ausfallserscheinungen zu beginnen, Menschen, die nur schwarz und weiß und von diesen Empfindungen verschiedene Grade der Helligkeit wahrzunehmen vermögen. Ihnen erscheint, wie schon S. 153 hervorgehoben, das Spektrum auch bei guter Beleuchtung so, wie dem Farbentüchtigen im Zustand der Dunkeladaptation des Auges[1]), d. h. es findet sich die größte Helligkeit im Gelbgrün. Rote Lichter wirken wenig erregend, infolgedessen kommt das S. 154 geschilderte *Purkinje*sche Phänomen zur Geltung, d. h. es erscheint Blau heller als Rot. Von großem Interesse ist das Bestehen einer ausgesprochenen Lichtscheu bei Totalfarbenblinden. In einer Reihe von Fällen ist ferner ein zentrales Skotom nachgewiesen worden[2]). Damit verknüpft ist ein fortwährendes Hin- und Herschwanken des Auges — genannt Nystagmus[3]). Sein Zustandekommen beruht offenbar auf der Unmöglichkeit des erfolgreichen Fixierens von Gegenständen. Kommt ein Gegenstand auf der Fovea centralis zur Abbildung, dann wird er nicht mehr deutlich gesehen. Bei diesen Fällen von vollständiger Farbenblindheit ist die Sehschärfe herabgesetzt[4, 5]). Es sind nun auch vollständig Farbenblinde beobachtet, die ein anderes Verhalten zeigen. Es fehlte das zentrale Skotom[6]). Vor allem zeigte das Spektrum das Maximum der Helligkeit im Gelb, ein Befund, der mit der Helligkeitsverteilung in jenem beim Farbentüchtigen bei Helladaptation übereinstimmt[7]).

Von ganz besonderer Bedeutung — insbesondere für die Aufklärung der dem Farbensehen zugrunde liegenden Vorgänge — sind jene Fälle von Störungen im Gebiete des Farbensinnes und der Farbenempfindung, bei denen bestimmte Farben wahrgenommen, andere jedoch nicht erkannt werden. Sie bilden Prüfsteine für alle jene Vorstellungen, die den Sehvorgang und insbesondere auch die das Farbensehen vermittelnden Prozesse zu erklären versuchen. Schon seit langer Zeit bekannt ist die sog.

---

[1]) *F. C. Donders:* Onderzog. physiol. laborat. d. Utrecht. Hoogeschool. **7**. (3) (1882); Arch. f. Ophthal. **27**. (2). 155 (1881). — *Landolt:* Arch. d'ophthal. **1**. 114 (1880). — *E. Hering: Pflügers* Arch. **49**. 563 (1891). — *A. v. Hippel:* Festschr. zur 200jähr. Jubelfeier der Univ. Halle. Berlin 1894; Ber. über die 27. Versammlung der ophthal. Gesellsch. zu Heidelberg. 150 (1898). — *J. v. Kries:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **13**. 241, 473 (1897). — [2]) *Chr. Ladd-Franklin:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **4**. 211 (1892). — *A. König:* Sitzungsber. der Berliner Akad. 577. 21. Juni 1894. — *W. Uhthoff:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **20**. 326 (1899). Hier finden sich viele Literaturangaben. — [3]) Vgl. hierzu *E. Engelking: Pflügers* Arch. **201**. 220 (1923). — [4]) *J. v. Kries:* Zbl. f. Physiol. 8. 694 (1895). — *A. König:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **20**. 425 (1900). — *W. Uhthoff:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **20**. 326 (1899); **27**. 344 (1902). — [5]) Vgl. hierzu *Larsen:* Verhandl. der ophthal. Ges. in Wien. 4. August 1921. *Larsen* hat die Netzhaut eines Totalfarbenblinden untersucht. Die Zapfenzellen der Fovea und ihrer Umgebung zeigten deutliche Veränderungen, während diejenigen der Peripherie der Netzhaut in ihrer Form mit der auch sonst dort vorhandenen übereinstimmten. — [6]) *C. Hess* u. *E. Hering: Pflügers* Arch. **71**. 105 (1898). — *E. Pflüger:* Ber. über die 27. Vers. d. ophthal. Gesellsch. zu Heidelberg. 166 (1898). — *C. Hess:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **29**. 99 (1902). — *F. B. Hofmann* u. *Fr. Nussbaum:* Z. f. Biol. **78**. 251 (1923). — [7]) Vgl. z. B. *O. Becker:* Arch. f. Ophthal. **25**. (2). 205 (1879). — *H. Magnus:* Zentralbl. f. prakt. Augenheilkde. **4**. 373 (1880). — *Siemerling* u. *König:* Arch. f. Psychiatrie. **21**. 284 (1889).

Rotgrünblindheit. Sie wird auch Daltonismus genannt. Diese Bezeichnung stammt daher, daß der Chemiker *Dalton*[1]) sie zuerst genau beschrieben hat. Interessanterweise tritt sie bei Männern häufiger (in 3·5—4%) auf als bei Frauen (0·4%). Sie wird unter Überspringung des weiblichen Geschlechtes auf männliche Nachkommen vererbt[2]). Für den Rotgrünblinden besteht das Spektrum zur Hälfte aus Gelb und zur anderen Hälfte aus Blau verschiedener Helligkeit. Zum Gelb rechnen die Rotgrünblinden einen Teil des Rot (das äußerste Rot wird, wenn es lichtschwach ist, nicht erkannt), Orange, Gelb und Grün. Die grünblauen Töne werden als Grau bezeichnet und der Rest des Spektrums als Blau. Das Maximum der Helligkeit im Spektrum liegt an der gleichen Stelle wie beim Farbentüchtigen bei Helladaptation. Nach beiden Seiten davon fällt die Helligkeit ab, und führt zu Stellen, die nach der roten und ferner nach der grünen Seite des Spektrums die gleiche Helligkeit aufweisen. Der Rotgrünblinde wird da, wo er keine Farbe sieht, nach der Helligkeit Vergleiche ziehen. So kommt es, daß er Rot und Grün verwechselt.

Es sind zwei Arten von Rotgrünblindheit unterschieden worden, nämlich Protanopie (auch Rotblindheit genannt) und Deuteranopie, (Grünblindheit)[3]). Im ersteren Fall besteht eine Unterwertigkeit des Rot, manches Mal verbunden mit einer solchen des Blau-Gelb und im letzteren eine Unterwertigkeit des Grün, in manchen Fällen verknüpft mit einer Unterwertigkeit des Blau-Gelb[4]). Der Protanope erblickt das Spektrum nach dem roten Ende zu verkürzt[5]). Blaugrün erscheint ihm grau. Dem Deuteranopen scheint Gelb bis an das rote Ende des Spektrums zu reichen. An Stelle von Grün sieht er Grau. Dadurch, daß die genannten beiden teilweisen Störungen der Farbenempfindungen nicht scharf gegen einander abgetrennt sind, sich vielmehr viele Übergänge finden und vielfach auch nur eine Abschwächung der Wahrnehmung einer bestimmten Farbe[6])

---

[1]) *J. Dalton:* Memoirs of lit. and philos. soc. of Manchester. V. Edinburgh j. of sc. **9**. 97 (1857); vgl. ferner *A. Seebeck: Poggendorffs* Annalen. **42**. 177 (1837). — [2]) *Horner:* Ber. über die Verwaltung des Medizinwesens des Kantons Zürich 1876. — *Döderlein:* Arch. f. Augenheilkde. **90**. 43 (1922). — *C. Hess:* Arch. f. Ophthal. **105**. 135 (1921). — *Schiötz:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkde. **68**. 498 (1922). — *A. Vogt* u. *R. Klainguti:* Arch. f. Rassen- u. Gesellsch.-Biol. **14**. 129 (1922). — *E. Wölfflin: Pflügers* Arch. **201**. 214 (1923). — *G. Fr. Göthlin:* Congenital redgreen abnormality in colour-vision, and congenital total colour-blindness, from the point of view of heredity. Levin und Munksgaard, Kopenhagen 1924. Hier findet sich weitere Literatur. — Vgl. ferner *C. H. Danforth:* American naturalist. **58**. 447 (1924). — Vgl. auch Physiol. I. S. 401. — Vgl. insbesondere auch die Beobachtungen von *W. Nagel:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **41**. 239, 319 (1907); **44**. 5 (1910). — *J. Günther:* Arch. f. Augenheilkunde. **96**. 406 (1925). — [3]) Die Ausdrücke Pro- und Deuteranopie sind von *J. v. Kries* eingeführt und beziehen sich auf den Funktionsausfall bestimmter Teilapparate des Dreifarbenkomponenten-Sehens (Trichromasie). Wir kommen auf dieses noch zurück. Tritanopie bedeutet Violettblindheit. — [4]) Vgl. *C. Hess:* Arch. für Augenheilk. **86**. 317 (1920); vgl. auch *Köllner:* Arch. f. Augenheilk. **84**. 177 (1918). — [5]) Die Störungen der Farbenempfindungen sind eingehend analysiert worden. Einerseits kann man die Helligkeitswerte der Spektralfarben bei jedem einzelnen Fall prüfen; ferner feststellen, welche Mischungen von Farbtönen bestimmte Empfindungen auslösen usw. Darüber hinaus können wir als Kontrolle für Reizwirkungen durch bestimmte Strahlenarten die Pupillenreaktion verfolgen usw. Die ausgedehnte Literatur über derartige Untersuchungen, findet sich zusammengestellt bei *A. v. Tschermak:* Ergebnisse der Physiol. *(Asher-Spiro).* **1**. (2). 724 ff. (1903). — *C. v. Hess:* Ebenda. **20**. 1 (1922). — [6]) Es läßt sich der Protanopie eine Protanomalie, der Deuteranopie eine Deuteranomalie, und der Tritanopie eine Tritanomalie zur Seite stellen (vgl. über die letztere): *Engelking:*

und nicht eine völlige „Blindheit" vorhanden ist, wird das Bild der Erscheinungen bei teilweise Farbenblinden der Rot-Grünreihe viel mannigfaltiger, als es hier dargestellt ist. Jeder einzelne Fall von Farbenblindheit bedarf eines objektiven, eingehenden Studiums. Der Umstand, daß der teilweise Farbenblinde die einzelnen Anteile des Spektrums, soweit sie ihm nicht farbig erscheinen, verschieden hell sieht, ermöglicht es ihm durch Übung bestimmte Helligkeitsgrade mit bestimmten Farbennamen zu verknüpfen. Daher kann man sich auf die Angaben von sogenannten Dichromaten, d. h. Personen, die nur zwei Farbenkomponenten zu unterscheiden vermögen, bei einer einfachen Prüfung des Farbensinnes, z. B. mittels Wollproben oder farbigen Papieren usw., nicht ohneweiteres verlassen. Man hat, da für viele Berufe die volle Farbentüchtigkeit erforderlich ist (Eisenbahndienst, kurz alle Berufe bei denen Farbensignale eine Rolle spielen usw.), eine ganze Reihe von Methoden ersonnen, um Irrtümer auszuschließen[1]). Vor allem ist auch der Farbenkontrast, z. B. in Form des auf S. 169 erwähnten Florkontrastes zur Farbensinnprüfung verwendet worden.

Es sind schließlich noch Fälle von Gelb-Blau-Blindheit mitgeteilt worden[2]). Bei diesen findet sich nur eine Unterscheidung von Rot und Grün.

Alle erwähnten Störungen des Farbensinnes können als Ausfallserscheinungen von Anteilen des Sehapparates bestimmter Art betrachtet werden, die beim Farbentüchtigen ihre Aufgabe erfüllen. Es gibt auch Störungen im Farbenempfindungsvermögen, die darin begründet sind, daß Lichtstrahlen bestimmter Wellenlänge, bevor sie auf jene Elemente der Netzhaut auftreffen, deren Erregung eine bestimmte Empfindung auslöst, mehr oder weniger stark absorbiert werden. So können z. B. Blutungen in diesem Sinne wirken[3]).

Bevor wir den Versuch unternehmen, den Sehvorgang in seinen quantitativen und qualitativen Auswirkungen zu erklären, wollen wir aus der fast unübersehbar großen Fülle von Einzelbeobachtungen noch eine Reihe weiterer hervorheben, und zwar aus folgendem Grunde. Wir besitzen zur Zeit noch keine sich ausschließlich auf objektive Befunde stützende Anschauung über den Erregungsvorgang in der Netzhaut und die damit verknüpften zentralen Prozesse, die dem Zustandekommen einer bestimmten Empfindung zugrunde liegen. Die Folge davon ist, daß immer wieder versucht wird, mittels theoretischer Vorstellungen eine gemeinsame Grundlage für alles Geschehen beim Sehvorgang aufzufinden, von der aus sich ungezwungen die in Betracht kommenden Erscheinungen erklären lassen. Von diesem Ziele sind wir zur Zeit in vieler Hinsicht noch weit entfernt. Würden wir jene Theorien an die Spitze unserer ganzen Darstellungen stellen, die den meisten Anklang gefunden haben und imstande sind, uns eine ganze Reihe von Erscheinungen verständlich zu machen,

---

45. Versammlung der deutschen ophthalm. Gesellschaft, Heidelberg 1925. Referat: Münchener med. Wschr. **72**. 1900 (1925); Arch. f. Ophthalm. **116**. 196 (1925). — Über Deuteranomalie vgl. u. a. *J. v. Kries:* Z. f. Sinnesphysiol. **50**. 137 (1919); Abhandl. zur Physiol. der Sinne. 5. Heft. 1. Joh. Ambrosius Barth. 1925. Hier findet sich weitere Literatur. — [1]) Vgl. z. B. *Hans Köllner:* Die Störungen des Farbensinnes. S. Karger, Berlin 1912. — *C. Hess:* Arch. f. Augenheilk. **86**. 222 (1920); Z. f. Augenheilkunde. **43**. 28 (1921). — *M. Gildemeister* u. *W. Dieter:* Arch. f. Ophthalm. **107**. 26 (1921). — [2]) Vgl. z. B. *F. Richardson-Robinson:* Americ. j. of psychol. **34**. 157 (1923). — *G. Fr. Göthlin:* Skand. Arch. f. Physiol. **46**. 181 (1925). — [3]) Vgl. hierzu *H. Köllner:* Störungen des Farbensinnes. Berlin 1912.

dann würde uns zunächst die Idee, die ihnen zugrunde liegt, befremden, weil uns nicht klar wäre, welchen Befunden der Lichtempfindung sie gerecht werden wollen. Ferner könnten bei der Besprechung dieser oder jener Vorstellung leicht alle jene Beobachtungen in den Vordergrund gerückt werden, die sich mit ihrer Hilfe „plausibel" erklären lassen, während jene, die unerklärt bleiben, ja geradezu in Widerspruch mit einzelnen Annahmen stehen, weniger eindringlich in Erscheinung treten würden. Unter allen Umständen sind eindeutige Feststellungen höher zu bewerten als noch so geistvolle Theorien! Diese können als Arbeitshypothese auch dann, wenn sie schon nach kurzer Zeit überholt werden, Hervorragendes leisten. Sie sind jedoch stets vergänglich. Unser Bestreben muß sein, sie durch tatsächliche Befunde abzulösen.

Wir haben bis jetzt Einflüsse auf Lichtempfindungen kennen gelernt, die mit den Besonderheiten des dioptrischen Apparates zusammenhängen. Es sei an alle jene Momente erinnert, die auf diese oder jene Art zum Astigmatismus führen. Weiterhin sind wir auf Besonderheiten der Netzhaut gestoßen. Sie stellt kein einheitliches Sinnesorgan dar, vielmehr ist sie als ein durchaus zusammengesetztes zu betrachten. Es kommt dies einerseits im Bau der Retina und insbesondere in der Struktur des Sinnesepithels und andererseits in zahlreichen Funktionen zum Ausdruck. Fovea centralis und zahlreiche periphere Netzhautteile unterscheiden sich nach beiden genannten Richtungen deutlich. Dazu kommt, daß die Erregbarkeit der Netzhaut keine gegebene, unveränderliche Größe darstellt, vielmehr findet eine Anpassung an die Lichtintensität bzw. den Reiz statt. Mit steigender Reizstärke nimmt die Erregbarkeit ab, umgekehrt steigt sie mit abnehmender. Dieser Umstand ist für den Sehvorgang von grundlegender Bedeutung, bewirkt er doch, daß wir in gewissem Ausmaße von der herrschenden Beleuchtungsintensität unabhängig sind. Würde z. B. jene Größe der Erregbarkeit maßgebend bleiben, die beim „Tagessehen" vorhanden ist, dann würden wir, sobald Dämmerung eintritt, außerstande sein, Objekte zu erkennen. Es ist nun ein Zustand verminderter bis sehr stark herabgesetzter Adaptationsfähigkeit bekannt, genannt Hemeralopie. Es kann sich dabei um eine mehr oder weniger starke Einschränkung der Adaptationsbreite handeln, wobei dann auch nach Stunden keine weitere Anpassung an die vorhandene Lichtintensität erfolgt, oder aber es ist der ganze Vorgang nur außerordentlich verzögert. Personen, die den Zustand der Hemeralopie aufweisen, sind hilflos, soweit ihr Sehorgan in Frage kommt, sobald die Beleuchtungsintensität gewisse Grade unterschreitet.

Der Umstand, daß die peripheren Netzhautteile — bei der Fovea ist, wie S. 149 angegeben, der Adaptationsvorgang an und für sich erging — beim Eintreten verminderten Lichteinfalls in das Auge eine Erhöhung der Erregbarkeit der in Frage kommenden Elemente aufweisen, ermöglicht auch bei abnehmender Beleuchtung die Vermittlung von Lichtempfindungen. Würde der Erregbarkeitszustand des „Dunkelauges" ganz allgemein maßgebend sein, dann würde bei größerem Lichteinfall Blendung eintreten. Wir können, indem wir plötzlich vom dunkeladaptierten Zustand aus ins Helle blicken, diese leicht hervorrufen, weil keine Zeit zum „Abflauen" der erhöhten Erregbarkeit verbleibt. Die Einführung der künstlichen Beleuchtung hat viel plötzlichere Übergänge von dunkel zu hell und umgekehrt geschaffen als sie in der Natur in Frage kommen. Sie stellen an den

Abb. 89

Adaptationsvorgang hohe Ansprüche. In der Natur haben wir früh morgens das allmähliche Schwinden der Frühdämmerung und den Übergang zu vollem Tageslicht und abends denjenigen von hell zur Dämmerung und zu dunkel. Erwähnt sei, daß bei zu greller Beleuchtung der sog. Blendungsschmerz [1]) auftritt. Er wird ganz offenbar durch die plötzliche und maximale Kontraktion des Sphincter iridis bedingt.

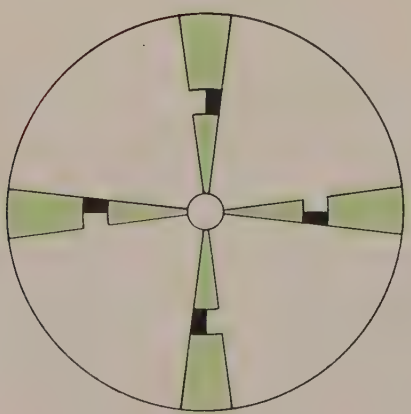
In nahem Zusammenhang mit dem S. 156 erwähnten Sukzessivkontrast bzw. Nachkontrast steht der sog. Simultankontrast bzw. Nebenkontrast. Während bei dem ersteren jene Stelle der Netzhaut, die belichtet ist, Veränderungen aufweist, die sich in einer Umgestaltung der Lichtempfindung auswirken, haben wir es beim Nebenkontrast mit Erscheinungen zu tun, die unter bestimmten Bedingungen zugleich mit der Abbildung von Objekten auf der Netzhaut auftreten. Wir wollen einige Beispiele anführen. In Abb. 89 [2]) erblickt man eine Reihe von Flächen, die von schwarz bis hellgrau mehrere verschiedene Stufen von Grau durchlaufen. Innerhalb jeder Fläche ist ein kleiner, grauer Kreis vorhanden. Wir haben die Empfindung, daß dieser in der hellgrauesten Fläche am dunkelsten und am hellsten in der schwarzen Fläche ist [3]). Überdecken wir die Fläche der ganzen Abbildung mit einem z. B. weißen Papier, in dem wir den grauen Kreisflächen entsprechende Löcher ausgeschnitten haben, dann erhalten wir den Eindruck einheitlich grauer Kreise. In der Tat reflektieren sie alle gleichmäßig Licht. Wir erkennen somit, daß ausschließlich der Umstand einer verschiedenen Umgebung bewirkt, daß wir in der genannten Abbildung nicht zu erkennen vermögen, daß jene grauen Kreisflächen objektiv quantitativ genau gleiche

---

[1]) Vgl. u. a. *Nagel:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde. **41**. (1). 455 (1903). — *K. Siegwart:* Schweiz. med. Wschr. **50**. 1165 (1920). — Vgl. auch *H. Feilchenfeld:* Z. f. Sinnesphysiol. **42**. 313 (1908). — [2]) Entnommen: *E. Hering: Graefe-Saemisch:* Handbuch der Augenheilkunde. 2. Aufl. **3**. Kap. XII. Taf. II. — [3]) Vgl. hierzu *Lionardo da Vinci:* Trattato della pittura. 1651. — *W. v. Goethe:* Zur Farbenlehre. Cotta, Tübingen 1810. — *E. Chevreul:* Mémoires de l'acad. de Paris. **11**. 447 (1832). — *G. Th. Fechner:* Ber. d. sächs. Gesell. d. Wissensch. 71 (1860).

Abb. 1.

Abb. 2.



Lichtmengen aussenden (vorausgesetzt ist eine ganz gleichförmige Beleuchtung der ganzen Abbildung). Man hat von einem Kontrast gesprochen und im vorliegenden Fall im besonderen von einem Helligkeitskontrast.

In Taf. VII, Abb. 1 sind vier farbige Flächen neben einander angebracht. Innerhalb jeder befindet sich eine kleine graue Fläche. Ferner sind die Grenzen, an denen die farbigen Flächen zusammenstoßen, mittelst eines grauen Streifens von einander abgegrenzt. Man beachte in erster Linie das Aussehen der kleinen grauen Flächen. Es ist je nach der Farbe der Umgebung ein verschiedenes. Besonders eindringlich wird das, wenn die ganze Abbildung zur Ausschaltung der störenden Unregelmäßigkeiten des Papieres mit einem dünnen Seidenpapier überdeckt wird[1]). Jetzt erscheint die graue Fläche in roter Umgebung blaugrün, in gelber bläulich usw., d. h. es wird die Empfindung der Kontrastfarbe durch die umgebende Farbe ausgelöst. Besonders deutlich tritt dies auch da in Erscheinung, wo graue Streifen die Felder abgrenzen. Man erkennt, daß z. B. der an die grüne Fläche angrenzende Teil desselben rosa und der die gelbe Fläche berührende blau aussieht[2]). Es gibt noch viele Beispiele, die Farbenkontraste vermitteln. Man kann z. B. eine Scheibe rotieren lassen, etwa der Art, wie sie in Taf. VII, Abb. 2[3]) dargestellt ist. Man erblickt dann auf grünem Grund einen Ring in Rosa. Er befindet sich an jenem Orte, an dem wir dann, wenn an Stelle der grünen Sektorenteile sich z. B. schwarze befänden, einen grauen Ring bemerken würden, der sich von der übrigen grauen Fläche entsprechend der verschiedenen Helligkeit, die durch die verschiedene Verteilung von weiß und schwarz bedingt ist (vgl. hierzu S. 157), abheben würde.

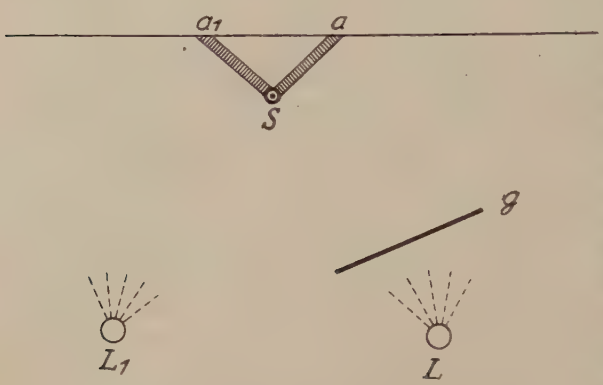
Schon sehr lange bekannt sind die sog. farbigen Schatten[4]). Man beleuchtet z. B. eine Fläche mittels zweier Lichtquellen *(L* und L_1*)* (vgl. Abb. 90, S. 170) und läßt durch sie von einem Gegenstand, z. B. einem Stab *(S)*, einen Schatten auf jene entwerfen. Nun bringt man vor die eine Lichtquelle ein farbiges, z. B. grünes Glas *(g)*. Es erscheint nun die beleuchtete Fläche hellgrün. Der Schatten *a*, der ausschließlich grünes Licht von der Lichtquelle *L* erhält, erscheint leuchtend grün, während der Schatten a_1, der von der Lichtquelle L_1 ausschließlich weißes Licht empfängt, in der Kontrastfarbe (rosa) auftritt.

Eine weitere Erscheinung, die hierher gehört, ist aus Abb. 91[5]), S. 170, zu ersehen. Man hat den Eindruck, als ob sich an jeder Kreuzungsstelle der weißen Streifen ein verwaschener grauer Fleck befände[6]). In Abb. 92[7]),

[1]) Vgl. *Johannes Müller:* Handbuch der Physiologie. **2** (1837). — *Hermann Meyer: Poggendorff*s Ann. **95**. 170 (1855). — [2]) Vgl. u. a. *E. v. Brücke:* Denkschr. der Wiener Akad. III. 100 (1850); *Poggendorff*s Annalen. **84**. 418 (1851). — *H. v. Helmholtz:* Verhandl. des naturhist.-med. Vereines zu Heidelberg. **2**. 32 (1860); Handbuch der physiol. Optik. 3. Aufl. **2**. 224 (1910). — *A. Rollett:* Sitzungsber. der Wiener Akad. **55**. (2). 344, 424, 741 (1867); *Pflüger*s Arch. **49**. 1 (1891). — *A. Kirschmann: Wundt*s philosoph. Studien. **6**. 417 (1890). — [3]) Entnommen: *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **2**. 246. — [4]) Vgl. u. a. *Lionardo da Vinci:* Trattato della pittura. 1651. — *Otto v. Guericke:* Experimenta nova. Magdeburgica. 142 (1672). — *J. Plateau:* Zahlreiche Arbeiten: z. B. Mémoire sur l'irradiation. Mém. de l'acad. de Bruxelles. **11** (1839). – *E. Hering: Pflüger*s Arch. **42**. 119 (1888). — Vgl. weitere Literaturangaben über alle die Kontraste betreffenden Erscheinungen: *A. Tschermak:* Ergebnisse der Physiol. *(Asher-Spiro)*. **2**. (2). 726 (1903). — Vgl. ferner *L. Maggiore:* Ann. di ottalmol. e clin. oculist. **53**. 193 (1925). — [5]) Entnommen: *E. Hering: Graefe-Saemisch:* Handbuch, l. c. S. 138. — [6]) Vgl. hierzu *L. Hermann: Pflüger*s Archiv. **3**. 13 (1870). — [7]) Entnommen: *E. Hering: Graefe-Saemisch:* Handbuch, l. c. S. 139.

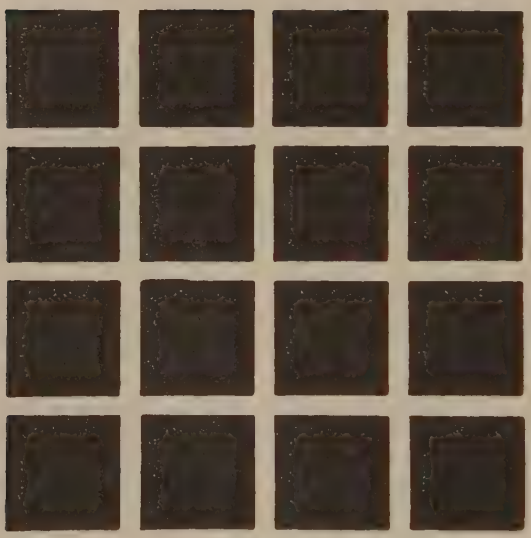
S. 172, erblicken wir an den Kreuzungsstellen der schwarzen Striche helle Flecke. Man hat diese Erscheinung Randkontrast genannt. Es ist dies eine Teilerscheinung, wie wir sie, offenbar in gleicher Weise bedingt, z. B. auch dann antreffen, wenn eine schwarze Fläche eine weiße umgibt, wie das in in Abb. 93, S. 172 dargestellt ist. Es erscheint das Weiß des Papieres, auf dem die Abbildung abgedruckt ist, bedeutend matter als das von der schwarzen Fläche umschlossene, obwohl es dasselbe ist.

Abb. 90.



Befindet sich Rot neben Blaugrün, dann erscheint es uns als viel gesättigter, als ohne diese Nachbarschaft. Es gewinnt ganz allgemein ein helles Objekt in der Nähe eines dunkeln an Helligkeit, und umgekehrt erscheint ein

Abb. 91.



dunkles Objekt in heller Umgebung ganz besonders dunkel. Befinden sich farbige Objekte neben nicht farbigen, dann bewirken sie, daß diese in der Komplementär- bzw. Kontrastfarbe erscheinen. Sind farbigen Objekten solche benachbart, die die Komplementärfarbe aufweisen, dann erscheinen sie besonders gesättigt. Durch den Farbenkontrast lassen sich Farbenempfindungen von einer Sättigung hervorrufen,

die diejenige der Spektralfarben übertrifft, d. h. mit anderen Worten, wir sehen die letzteren unter gewöhnlichen Verhältnissen stets nicht in voller Sättigung. Wir kommen auf diese wichtige Beobachtung noch zurück.

Für uns ist zunächst das Wesentliche, daß uns bestimmte Empfindungen vermittelt werden, die nicht durch den Lichtreiz als solchen bedingt sein können, vielmehr müssen bestimmte Vorgänge im Reizaufnahmeapparat oder aber in zentraler gelegeneren Stellen bewirken, daß ein und derselbe objektive Vorgang kombiniert mit solchen, die Nachbarstellen betreffen, dazu führt, daß zwangsläufig eine Empfindung besonderer Art zustande kommt. Während im Laufe der Zeit ein fast unübersehbar großes Material über Nebenkontrasterscheinungen zutage gefördert worden ist[1]), fehlte es lange Zeit an einer zielbewußten Verwertung der Einzelbeobachtungen im Rahmen der übrigen Erscheinungen, die dem ganzen Sehvorgang zugrunde liegen. Man begnügte sich mit der Einreihung der ganzen Befunde in das Gebiet der optischen Täuschungen. Jetzt wissen wir vor allem dank den tiefgründigen Überlegungen *E. Herings*[2]), daß wir in den Erscheinungen des Simultankontrastes (die übrigens teilweise mit Sukzessivkontrasten vermischt sind)[3]), Vorgänge vor uns haben, die für das scharfe Sehen von grundlegender Bedeutung sind. Durch sie werden die von uns eingehend erörterten Unvollkommenheiten des dioptrischen Apparates (vgl. S. 81), die dazu führen, daß Objektpunkte nicht Bildpunkte, sondern kleine Zerstreuungskreise ergeben — insbesondere ist das bei schrägem Lichteinfall der Fall — weitgehend ausgeglichen.

Um die überragende Bedeutung des Simultankontrastes richtig verstehen zu können, müssen wir des Umstandes gedenken, daß es in der Netzhaut isolierte Erregungen offenbar gar nicht gibt, vielmehr bewirkt ein Lichteinfall, der eine bestimmte Stelle derselben trifft, nicht nur an dieser selbst Vorgänge, die den quantitativ und qualitativ bedingten Erregungsvorgang vermitteln, vielmehr macht sich sein Einfluß auch in nicht belichteten Netzhautanteilen und insbesondere in denen der unmittelbaren Nachbarschaft geltend. Die dadurch ausgelösten Prozesse wirken sich in bestimmter Weise rückwirkend auf jene Stelle aus, die direkt belichtet ist, wobei wir es noch offen lassen wollen, ob periphere oder zentrale Vorgänge das Wesentliche sind. Wir wollen an dieser Stelle absichtlich nicht der Frage nach dem Wesen der in Frage kommenden Prozesse nachgehen, vielmehr abwarten, bis wir unter Verwendung aller beim Studium des Sehvorganges erhobenen, prinzipiell wichtigen Befunde die wichtigsten Theorien der Lehre vom Lichtsinn und der Lichtempfindung darstellen können. Es mag zunächst genügen, wenn wir zum Ausdruck bringen, daß eine hellbeleuchtete Stelle der Netzhaut in der nächsten

---

[1]) Vgl. über Maßgesetze und Bedingungen des Kontrastes: *H. Pretori* u. *M. Sachs: Pflügers* Arch. **60**. 71 (1885). — *C. Hess* u. *H. Pretori:* Arch. f. Ophthalm. **40**. (4). 1 (1894). — *E. Hering: Pflügers* Arch. **41**. 1 (1887); **42**. 119 (1888). — [2]) *E. Hering: Pflügers* Arch. **94**. 533 (1903); vgl. die zusammenfassende Darstellung in *Graefe-Saemisch:* Handbuch der Augenheilkunde. 2. Aufl. S. 100 ff. (1905), auch für sich erschienen unter dem Titel: Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. W. Engelmann, Leipzig 1905. — *Ernst Mach:* Sitzungsber. d. Wiener Akad. der Wissensch. **54**. 123 (1866); **55**. 11 (1868). Vierteljahresschrift f. Psychiatrie. **2**. 38 (1868); vgl. auch *H. Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **42**. 104 (1922). — [3]) Vgl. hierzu *Kuhnt:* Arch. f. Ophthalm. **27**. (3). 1 (1881). — Vgl. auch *Friedr. W. Fröhlich:* Z. f. Sinnesphysiol. **52**. 89 (1921).

Umgebung einen Vorgang auslöst, der zentral zur Kontrastempfindung führt und dadurch die Grenze des Hellen um so schärfer heraushebt. Wird ein farbloses Objekt auf der Netzhaut abgebildet, so zeigt das Bild in der Mitte die größte Helligkeit. Gegen den Rand zu wirken sich die Zerstreuungskreise in Form des „Randscheines“ aus. Dadurch, daß die Helligkeit des Netzhautbildes in der Nachbarschaft Vorgänge auslöst, die zur

Abb. 92.

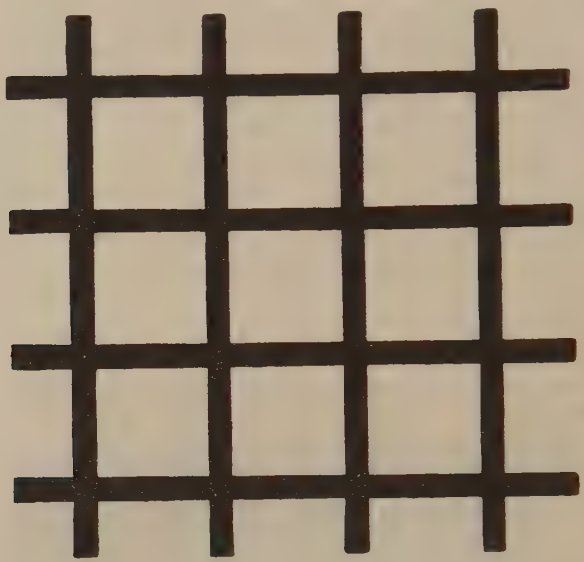


Abb. 93.

Kontrastempfindung führen (im erwähnten Beispiel zur Dunkelempfindung), hebt sich das „zentrale Bild“, d. h. der dem Erregungsvorgang entsprechende Empfindungsprozeß besonders scharf heraus, und es kommt zur Projektion eines in scharfen Umrissen objektivierten Gegenstandes. Bestünde die Einrichtung des Nebenkontrastes nicht, dann würden wir nicht imstande sein, scharf zu sehen. Die Buchstaben würden uns unscharf grau, am Rande verschwommen erscheinen. Handelt es sich um farbiges Licht, das auf die Netzhaut fällt, dann wird der in der Nachbarschaft der primär erregten Netzhautstelle zur Auslösung kommende Vorgang zu einer Kontrastempfindung führen, die gleichfalls zur Folge hat, daß sich Randerscheinungen des Netzhautbildes in der Empfindung und Wahrnehmung nicht störend auswirken können. Die Konstrasterscheinungen spielen beim Sehvorgang eine überragende Rolle. Der Umstand, daß für ihren Nachweis im allgemeinen besondere Bedingungen erforderlich sind, bedeutet durchaus nicht, daß

sie nur unter ganz besonderen Umständen ihren Einfluß entfalten, vielmehr wirken sie fortlaufend beim scharfen Erkennen von Konturen von Objekten mit.

Wir haben seinerzeit bei der Besprechung der Leistungen des der Retina vorgebauten dioptrischen Apparates eine ganze Reihe von „Fehlern" aufgedeckt, die zum größten Teil von der Technik bei der Herstellung optischer Instrumente vermieden werden können. Läßt man einzig und allein jene Befunde auf sich wirken, dann steht man unter dem Eindruck, daß das Auge ganz wesentlich — rein physikalisch betrachtet — hinter den von Menschenhand erbauten, auf Lichtbrechung beruhenden Apparaten zurücksteht. In der Tat müßten wir auf Grund der optischen Leistungen des Auges außerordentlich viel ungenauer sehen, als dies in Wirklichkeit der Fall ist. Hier greifen nun zwei Vorgänge von ausschlaggebender Bedeutung ein, nämlich einerseits die Anpassung der Netzhaut in ihrer Erregbarkeit an die Größe des Lichteinfalles und andererseits jene Vorgänge, welche die Erscheinung des Nebenkontrastes zur Folge haben.

Wir wollen im Anschluß an die Erscheinungen des Kontrastes noch einer Beobachtung gedenken, die zunächst ausschließlich auf ungenaue Abbildung von Objekten zurückgeführt wurde, und zwar sollte diese teils durch die mehrfach hervorgehobenen optischen Fehler des Auges, teils durch mangelhafte Akkommodation verursacht sein. Man hat von einer Irradiation gesprochen. Es sei als Beispiel auf die Empfindung verwiesen, welche die Abb. 94 erweckt. Es erscheint bei guter Beleuchtung das helle Quadrat auf schwarzer Fläche größer als das dunkle auf weißem Untergrund[1,2]), obwohl beide in Wirklichkeit genau gleich groß sind. Die erwähnte Erscheinung hat die folgende Erklärung gefunden. An der Grenze der schwarzen und weißen Fläche finden sich Zerstreuungskreise, die heller sind, als das nicht durch sie beeinflußte Schwarz. Die betreffende helle Zone wird nun „psychisch" zum Weiß hinzuaddiert[3]). Diese Auffassung des ganzen Phänomenes kann uns nicht voll befriedigen. Wenn es auch zutrifft, daß bei genauer Korrektur des Auges die Erscheinung der Irradiation erheblich gemildert wird, so spricht doch manches dafür, daß außer dem erwähnten Moment der Bildung von Zerstreuungskreisen dieselben Vorgänge, die bei den Kontrasterscheinungen mitwirken, eine Rolle spielen, und zwar dürfte neben dem Simultan- auch der Sukzessivkontrast in Betracht kommen. Hinzu kommt, daß auch bei scharfem Fixieren das Auge nicht in vollkommener Ruhe[4]) ist. Das hat zur Folge, daß eine Netzhautstelle, auf der in diesem Augenblicke ein dunkler Objektteil abgebildet ist, bald darauf von Strahlen getroffen wird, die von einem hellen

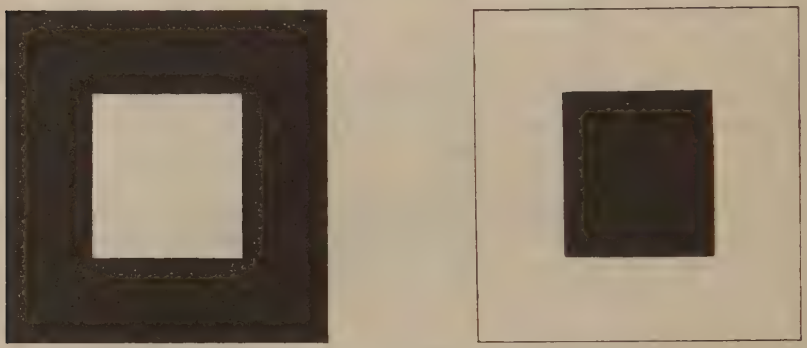
---

[1]) Vgl. *W. von Goethe:* Zur Farbenlehre. Cotta, Tübingen 1810. — [2]) Bei stark verminderter Beleuchtung nimmt der scheinbare Größenunterschied ab. Äußerst schmale schwarze Striche auf hellem Grunde erscheinen vergrößert. Vgl. hierzu *A. W. Volkmann:* Ber. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 129 (1857); Physiol. Unterss. auf dem Gebiete der Optik. Heft 1 (1863) und *H. Aubert:* Physiologie der Netzhaut. 1865. — [3]) *Plateau:* Mém. de l'acad. de Bruxelles. **11** (1839); Bibliographie analytique des principaux phénomènes subjectifs de la vision. Mém. couron. de l'acad. de Belgique. Hayez, Bruxelles 1876/77. — *A. W. Volkmann:* Ber. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 129 (1857); Physiol. Untersuchungen auf dem Gebiete der Optik. Heft 1 (1863). — *E. Hering: Hermanns* Handbuch d. Physiol. **3**. (2). 440 (1880). — Weitere Literatur siehe bei *A. Tschermak:* Ergebnisse d. Physiol. **2**. (2). 726 (1903). — *F. B. Hofmann:* Die Lehre vom Raumsinn des Auges. 1. Teil. J. Springer, Berlin 1920. — [4]) *H. Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **27**. 65, 304 (1912).

ausgehen. Auch dadurch kann die Erscheinung der Irradiation bedingt sein[1]). Erscheinungen, die in das Gebiet der sog. Irradiation gehören, finden sich in großer Zahl. Es ist allgemein bekannt, daß schwarze Kleider schlanker „machen" als helle. Ferner scheint die erste Mondsichel einer größeren Scheibe anzugehören als die angrenzenden dunklen Teile der Mondscheibe. Es erscheint uns der Mond in der Konjunktur um etwa den fünften Teil kleiner als in der Opposition. Die erstere Phase ist dunkel, die letztere hell. Läßt man hinter einem Lineal ein Kerzenlicht hervorleuchten, dann haben wir an der betreffenden Stelle den Eindruck des Bestehens einer Scharte.

Es gibt nun noch eine Gruppe von Erscheinungen, die uns besonders eindringlich zeigt, daß wir die Funktionen der Netzhaut und insbesondere diejenigen des Sinnesepithels nur unter dem Gesichtspunkte betrachten dürfen, daß ihr jeweiliger Zustand von ausschlaggebender Bedeutung für den Erfolg ist. Dieser Umstand erschwert das Verständnis der dem Sehvorgang

Abb. 94.



zugrunde liegenden Prozesse ganz außerordentlich. Träfe jeder Lichtreiz das in Frage kommende Sinnesepithel mit den ihm angeschlossenen Anteilen aller jener Zellen und Nervenbahnen, die für die Vermittlung einer bestimmten Empfindung in Frage kommen, in einem ein für allemal gegebenen Ausgangszustand — einem festgelegten Gleichgewicht —, von dem aus die einsetzende Veränderung zu dem Erfolg einer bestimmten quantitativ und qualitativ abgestimmten Empfindung führen würde, dann ließen sich die so vielgestaltigen Erscheinungen auf dem Gebiete des Lichtsinnes und der Lichtempfindung ohne weiteres von einem einheitlichen Standpunkte aus betrachten. Die Erfahrung spricht jedoch dafür, daß jede Netzhautstelle in ihrer Reaktion auf bestimmte Lichtreize von vorausgegangenen Erregungen abhängig ist. Dazu kommt, daß, wie bereits S. 171 ausgeführt, offenbar in mehr oder weniger großem Ausmaße nicht nur jenes Sinnesepithel beeinflußt wird, das vom Reiz direkt getroffen wird, vielmehr unterliegt auch die Umgebung gewissen Einwirkungen. Besonders schwierig gestalten sich die Verhältnisse, weil wir nicht nur periphere Begebenheiten bei der Beurteilung des Sehvorganges in Rechnung setzen dürfen, vielmehr kommen vor allem

[1]) Vgl. *H. Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **42**. 104 (1922).

auch zentrale in Betracht. Wir haben bereits S. 48 kennen gelernt, daß im N. opticus neben zentripetalen Bahnen auch zentrifugale wirksam sind. In der Tat kann von einer Netzhaut aus eine tiefgehende Beeinflussung der anderen stattfinden. So zeigt z. B. die unter Lichtabschluß gehaltene Netzhaut des einen Auges Zustandsänderungen, wenn in das andere Auge Licht einfällt. In dieser Richtung sind Versuche von großer Bedeutung geworden, die unter der Bezeichnung Wettstreit der Sehfelder bekannt sind[1]). Einige Beispiele mögen an Stelle eingehenderer Erklärungen andeuten, um was es sich dabei handelt. Wir kommen später auf das ganze Problem nochmals zurück. Die Fragestellung ist die folgende. Was für eine Empfindung wird ausgelöst, wenn beiden Augen zugleich ein verschieden farbiges Objekt mit gleichen oder auch ungleichen Konturen dargeboten wird? In Abb. 1, Tafel VIII ist ein einfaches Beispiel dieser Art dargestellt. Betrachtet man diese mittels eines Stereoskopes, dann bemerkt man folgende Erscheinung. Zunächst sieht man den horizontalen blauen Streifen vollständig und von dem vertikalen gelben nur die nach oben und unten angrenzenden Anteile. Dann verschwindet der letztere zum Teil vollständig, und es hebt sich der erstere ohne Unterbrechung ab. Es gibt ferner Phasen, in denen man den vertikalen gelben Teil des Kreuzes vollständig sieht, während der blaue Streifen in der Mitte von diesem überdeckt erscheint usw. Betrachtet man Abb. 2 in Tafel VIII mittels eines Stereoskopes, dann erkennt man links eine rote Fläche und daran anschließend einen abwechselnd blau oder rot aussehenden Streifen, an den sich eine blaue Fläche anschließt.

Schließlich sei noch auf die Abb. 3 in Tafel VIII verwiesen, in der man, abgesehen von den zwei mittleren, Glanz zeigenden Sektoren (hervorgegangen aus den weißen und schwarzen Flächen) abwechselnd oben gelb oder rot, unten blau oder grün erkennt.

Die angeführten Beispiele lassen sich, wie leicht ersichtlich, ganz außerordentlich stark vermehren. Wir können beiden Augen weiße und schwarze Objekte bzw. Bilder mit verschiedenen Konturen darbieten, farbige auf tonfreiem Untergrund usw.[2]). Wir können vom dunkel- oder helladaptierten Auge ausgehen, ferner feststellen, was es ausmacht, wenn die Augen — oder auch nur eines davon — zuvor mit bestimmten Farben oder Helligkeiten eingestellt werden. So kann man den Augen, bevor man beispielsweise Abb. 2 in Tafel VIII anblickt, die zu der einen oder anderen in ihr vorhandenen Farbe komplementäre darbieten. Es ergeben sich hierbei interessante gesetzmäßige Beziehungen. In diesem Zusammenhange sei erwähnt, daß auch die negativen Nachbilder in der Dauer ihres Auftretens auf verschiedene Arten ganz wesentlich beeinflußbar sind. Die Nachbilddauer wächst mit der Dauer des Fixierens und der Größe der Vorlage[3]). Am größten ist sie beim Sehen mittels der Fovea, am geringsten bei dem-

---

[1]) Vgl. hierzu *P. L. Panum:* A. f. Anat. u. Physiol. 63 (1861). — *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **3**. 402. — *E. Hering:* Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. 4. Lief. J. Springer, Berlin 1920. — *C. O. Roelofs:* A. f. Ophthalm. **104**. 133 (1921). — *P. Kiesow:* Arch. f. d. ges. Psychol. **51**. 123 (1925). — [2]) Vgl. zu diesen Problemen und Ergebnissen: *E. Gellhorn* u. *F. Kruckenburg: Pflügers* Arch. **206**. 194 (1924). — *E. Gellhorn* u. *Ch. Schöppe:* Ebenda. **206**. 211 (1924). — *E. Gellhorn:* Ebenda. **206**. 237 (1924). — *E. Gellhorn* u. *Ch. Schöppe:* **208**. 393, 408 (1925). — [3]) Vgl. hierzu *E. Gellhorn* u. *Kurt Weidling: Pflügers* Arch. **208**. 343 (1925).

jenigen mit den peripherſten Stellen der Netzhaut[1]). Hat man demselben Netzhautgebiet, bevor jene Vorlage betrachtet wird, von der man ein negatives Nachbild hervorzurufen wünscht, ein Objekt in der gleichen oder der komplementären Farbe dargeboten, dann nimmt im ersteren Falle die Nachbilddauer zu, im letzteren ab. Auch dann, wenn die Vorlage, deren Nachbild zur Beobachtung kommen soll, so beschaffen ist, daß die Umgebung des zu fixierenden Bildes die gleiche oder die komplementäre Farbe aufweist, wird die Nachbilddauer beeinflußt. Sie wird verkürzt, wenn „Haupt- und Nebenreiz“ komplementär gefärbt und verlängert, wenn beide die gleiche Farbe aufweisen. Wir erkennen hieraus, daß die zu gleicher Zeit dargebotenen Reize in ihrer Wirkung nicht auf jenen Netzhautanteil beschränkt sind, auf den sie „primär“ einwirken. Es ist nun von allergrößtem Interesse, daß dann, wenn das eine Auge vermittels einer Vorlage der gleichen oder der komplementären Farbe beeinflußt wird, sich das andere Auge als beeinflußt erweist. Es ist die Nachbilddauer verkürzt, und zwar gleichgültig, ob jenem Auge, das nicht für die Hervorbringung des negativen Nachbildes verwendet wird, ein gleichfarbiges oder ein in komplementären Farben gehaltenes Objekt dargeboten wird. Alle diese Beobachtungen weisen auf Vorgänge hin, die sich außer in der Netzhaut in zentralen Gebieten des gesamten Sehapparates abspielen. Wir kommen hierauf noch zurück. Sehr ausgesprochen ist der Verlauf des Wettstreites vom Adaptationszustand des Auges und auch von der Belichtungsintensität abhängig[2]).

In diesem Zusammenhang sei der wichtigen Tatsache gedacht, daß auch beim Nebenkontrast zentrale Vorgänge eine bedeutsame Rolle spielen. Es wirken sich die in der Retina des einen Auges abspielenden Zustandsänderungen in derjenigen des anderen aus. Diese Beobachtung wurde bei Studien über den binokularen Simultankontrast gemacht. Man blickt z. B. mit dem einen Auge durch ein blaues Glas auf eine gleichmäßig weiße Fläche und zugleich mit dem anderen durch ein graues Glas nach einem grauen Scheibchen auf weißem Grund. Es überwiegt im binokularen Sehfeld das graue Scheibchen infolge seiner Konturen so stark, daß das Blau nicht zur Wahrnehmung gelangt und jenes gelblich gefärbt erscheint[3]).

---

[1]) Vgl. *E. Gellhorn* und *Ch. Schöppe: Pflügers* Archiv. **208**. 408 (1925). — Vgl. auch über den Einfluß der „Vorbehandlung“ des Auges mittels Dauereinwirkungen farbiger Lichter auf seine Einstellung gegenüber dem Farbensehen; *C. Hess:* Arch. f. Ophthalm. **36**. 1 (1889). — *H. Goldmann: Pflügers* Arch. **210**. 70 (1925). — Vgl. auch *J. v. Kries*: Berichte der naturf. Gesellsch. zu Freiburg. **9**. 561 (1895). — *H. Voeste:* Z. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane. **18**. 257 (1902). — *E. Hering* u. *A. Brückner: Pflügers* Arch. **94**. 533 (1904). — *E. Dreher:* Z. f. Sinnesphysiol. **46**. 1 (1910). — Vgl. auch *A. Tschermak: Pflügers* Arch. **117**. 473 (1904). — *R. Dittler* u. *J. Richter:* Z. f. Sinnesphysiol. **45**. 1 (1911). — *H. v. Hauer:* Sitzungsber. der Akad. der Wissensch. in Wien, math.-naturwiss. Kl. **123**. 629 (1914). — *F. Allen:* Americ. j. of physiol. optics. **6**. 339 (1925). — [2]) Vgl. auch das Verhalten der sog. Empfindungszeit und -dauer des hell- und dunkeladaptierten Auges bei Minimalreizung mit farbigen Prüflichtern: *Paul Kronenberger: Pflügers* Arch. **210**. 355 (1925); **211**. 454 (1926); ferner *Fr. W. Fröhlich:* Ebenda. **200**. 392 (1923); **202**. 566 (1934); **208**. 120 (1925). — *Kovács:* Z. f. Sinnesphysiol. **54**. 161 (1922). — *Vogelsang: Pflügers* Arch. **203**. 1 (1924); **206**. 29 (1924). — *Monjé:* Ebenda. **208**. 110 (1925). — *Engelking* u. *Poos:* Arch. f. Ophthalm. **114**. 340 (1924). — [3]) Vgl. *A. Tschermak:* Ergebnisse der Physiol. *(Asher-Spiro).* **2**. (2). 726 (1903). — Vgl. zu dem ganzen Probleme auch *H. Köllner:* Arch. f. Augenheilk. **80**. 63 (1916).

Abb. 1.

Abb. 2.

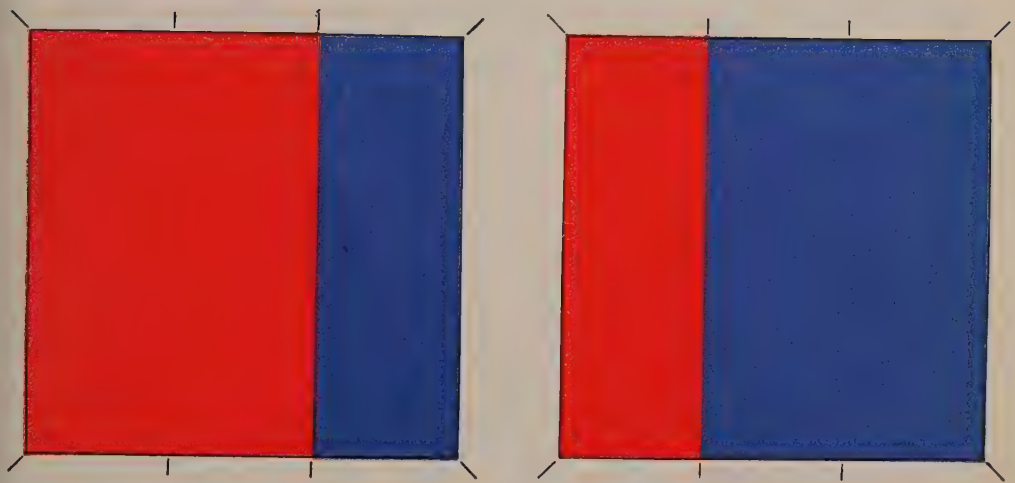
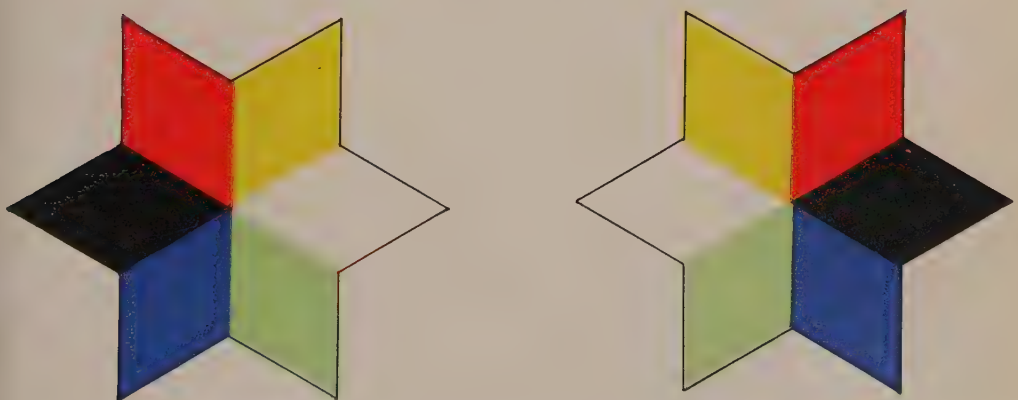


Abb. 3.



Es ließen sich die Beispiele von Beobachtungen, die in Zusammenhang mit den geschilderten Erscheinungen stehen, leicht vermehren, und bei jedem Einzelprobleme, wie der Hell- und Dunkeladaptation, der Kontrasterscheinungen usw., könnten zahlreiche, äußerst wichtige und interessante speziellere Fragestellungen angefügt werden, doch würde das bei der fast unübersehbar großen Fülle von Befunden die klaren Linien der grundlegenden Probleme nur verdecken. Der Umstand, daß wir auf dem Gebiete des Lichtsinnes und der Lichtempfindung auf eine so große Zahl von Forschungsrichtungen stoßen und vor allen Dingen eine beständige Weiterentwicklung der angewandten Methoden und damit verknüpft eine scharfe Kritik der Einzelbefunde vor uns haben, ist dadurch bedingt, daß eine vollständig befriedigende, einheitliche Erklärung der mit dem Sehvorgang verbundenen, so außerordentlich mannigfaltigen Erscheinungen noch nicht möglich ist. Jede Theorie wird in ihren Auswirkungen an bekannten Beobachtungen geprüft und ruft zugleich neuen Versuchen. So stehen wir vor einem Forschungsgebiete, das ganz ungewöhnlich weit zurückreicht und neben alten fest verwurzelten Stämmen jüngste Triebe zeigt, die auch schon wieder Knospen tragen.

Vorlesung 8.

Lichtsinn und Lichtempfindung.

(Fortsetzung.)

Die Qualität der Lichtempfindungen. Theorie des Sehvorganges. Die besonderen Funktionen der Stäbchen- und Zapfensehzellen.

Wir haben bereits mehrfach des Umstandes gedacht, daß die Empfindungen, die durch Lichtreize ausgelöst werden, nicht nur quantitativ verschieden sein können, sondern auch qualitativ. Wir sprachen von Farbensehen. Es sei daran erinnert, daß unter einem bestimmten Grad der Belichtung keine Farbenempfindungen zustande kommen, vielmehr können dabei, wie in Taf. V, Abb. 2, dargestellt, nur Helligkeitsunterschiede durch Strahlen verschiedener Wellenlänge vermittelt werden. Nur das helladaptierte Auge vermag farbige Empfindungen auszulösen, jedoch sind dazu nicht alle Anteile der Netzhaut in gleichem Ausmaße fähig. Vollkommen farbentüchtig ist nur die Gegend der Macula lutea. Nach der Peripherie der Retina zu folgen dann, wie S. 163 dargestellt, Zonen teilweiser und ganz peripher solche vollständiger „Farbenblindheit".

Wir müssen uns nun noch genauer mit dem „Farbensinn" und der „Farbenempfindung" beschäftigen, muß doch jede Theorie des Sehvorganges das Zustandekommen der letzteren in sich einschließen. Wir wollen gleich vorweg nehmen, daß die Auslösung bestimmter Farbenempfindungen in Zusammenhang mit objektiv feststellbaren Verschiedenheiten der Lichtreize steht. Langwellige Strahlen lösen andere Empfindungen aus als kurzwellige. Wir haben bereits früher darauf hingewiesen (vgl. S. 145), daß Beziehungen zwischen der Art des physikalischen Vorganges des Reiz auslösenden Momentes und objektiv feststellbaren Prozessen in der Netzhaut aufgefunden sind. Es sei an den Nachweis oszillierender Erregungsvorgänge mit verschiedener Frequenz erinnert. Je kurzwelliger das Licht ist, um so häufiger sind die Erregungsoszillationen[1]). Können wir somit einerseits Beziehungen zwischen der Schwingungsamplitude und der Intensität des Lichtes und andererseits zwischen der Wellenlänge bzw. Schwingungszahl und der Farbenempfindung feststellen, so dürfen wir dabei nicht übersehen, daß sowohl für die Empfindung der Helligkeit als auch für diejenige einer bestimmten Farbe Momente eine bedeutungsvolle Rolle spielen, die im Zu-

[1]) *Friedrich W. Fröhlich:* Grundzüge einer Lehre vom Licht- und Farbensinn. Gustav Fischer, Jena 1921.

stand der Netzhaut und zentraler Teile des gesamten Sehapparates begründet sind. Es sei in dieser Hinsicht an die „Umstimmung" der ersteren und sicherlich auch der letzteren, die der Adaptation zugrunde liegt, erinnert (vgl. S. 146) und nochmals darauf hingewiesen, daß uns bei Helladaptation im Sonnenspektrum Gelb am weitaus hellsten erscheint, dann folgen Rot und Grün, während Blau und Violett am dunkelsten aussehen (vgl. S. 152). Bei Dunkeladaptation erweist sich jene Stelle als am hellsten, die dem Gelbgrün entspricht. Besonders eindringlich tritt der Umstand in Erscheinung, daß wir die Beziehungen zwischen objektivem Geschehen und subjektivem Erfolg nicht direkt knüpfen können, wenn wir z. B. folgenden Versuch unternehmen. Ausgehend von mittleren Reizstärken betrachten wir das Sonnenspektrum und stellen die spezifischen Helligkeiten der einzelnen Spektralfarben fest. Nunmehr verstärken wir die Lichtintensität, d. h. wir lassen Licht mit immer größerer Schwingungsamplitude einwirken. Nun bemerken wir, daß zwar die Helligkeit ansteigt, daß sich jedoch zugleich der Farbton und ferner die Sättigung ändern. Es entsteht mit steigender Reizstärke mehr und mehr die Empfindung des farblosen Weiß. Zuerst gehen Rot und Grün in diese über, dann folgen Gelb und Blau. Wird umgekehrt die Amplitude der strahlenden Energie vermindert, dann treten alle jene Erscheinungen hervor, die wir bereits S. 152 eingehend besprochen haben, nämlich Abnahme der Helligkeit von Rot, und zwar schließlich so ausgesprochen, daß das äußerste Ende des Spektrums nicht mehr so stark erregend wirkt, daß es zu einer Empfindung kommt. Daher sieht das farblose „Spektrum", das nunmehr nur mehr ein Helligkeitsspektrum darstellt, nach der langwelligen Seite hin verkürzt aus. Blau übertrifft Rot an Helligkeit (*Purkinje*sches Phänomen, vgl. S. 154). Am hellsten erscheint Grüngelb. Es ist von größtem Interesse, daß erst von einer bestimmten Reizintensität an, farbige Empfindungen zur Auslösung kommen.

Was diese letzteren anbetrifft, so sei an die Kontrasterscheinungen und insbesondere an die negativen Nachbilder erinnert. Sie machen uns darauf aufmerksam, daß zwar ohne Zweifel für eine bestimmte Farbenempfindung die Schwingungszahl der strahlenden Energie von Bedeutung ist, jedoch kommt es auch ohne entsprechenden Lichtreiz zur Auslösung von bestimmten Farbenempfindungen! Wir betrachten z. B. eine rote Fläche und nehmen nach einiger Zeit Blaugrün wahr. Wir wollen hier ganz davon absehen, daß wir uns jederzeit bestimmte Farben vorstellen können, ohne daß von außen irgend eine Einwirkung vorliegt. Wir denken an einen Rosenstrauch und können ihn mit allen seinen Besonderheiten „reproduzieren". Wir projizieren ihn mit seinen grünen Blättern besonderer Form, mit den farbigen Blüten usw. in die Außenwelt. Hierbei müssen wir jedoch eine bestimmte Vorstellung wecken. Beim negativen Nachbild wird uns zwangsläufig eine ganz bestimmte Farbenempfindung offenbar.

Die Zahl der qualitativ verschiedenen Lichtempfindungen ist unübersehbar groß. Gehen wir von den Spektralfarben aus (vgl. Taf. V, Abb. 1), dann können wir einmal dadurch, daß wir diesen mehr und mehr Weiß oder Schwarz beimischen, eine sehr große Anzahl von Abstufungen der Sättigung hervorrufen. Wir sprechen von ungesättigten bzw. verhüllten Farben. Wir haben bereits S. 170 erkannt, daß uns selbst die Spektralfarben nicht vollkommen gesättigt erscheinen. Wir schließen

das daraus, daß es möglich ist, auf dem Wege des Simultankontrastes die Empfindung einer größeren Sättigung hervorzurufen. Wir kennen ferner eine sehr große Anzahl von Farbentönen bzw. farbigen Empfindungen. Sie werden durch Lichter verschiedener Wellenlänge und vor allem durch Gemische von solchen hervorgebracht.

Wir würden der Fülle der möglichen Farbenempfindungen wohl völlig hilflos gegenüber stehen, wenn es nicht geglückt wäre, sie in ein System einzufügen und vor allem den Beweis zu erbringen, daß die Möglichkeit besteht, sie alle durch Mischung aus drei spektralen Lichtern verschiedener Wellenlänge zu erzeugen. Wir kommen auf dieses Fundament der ganzen Lehre der Farbenempfindungen noch zurück. Was das System anbetrifft, in das die große Zahl von Farben eingeordnet worden ist, so wollen wir uns hier nur an die wichtigsten Grundlagen halten und uns nicht in Einzelheiten verlieren. Zunächst unterscheidet man farblose Lichter und farbige. Man spricht auch von tonfreien Farben und getönten bzw. bunten Farben (Farbentönen)[1]. Was die ersteren anbetrifft, so gehören dazu auf der einen Seite das tiefste Schwarz und auf der anderen das strahlendste Weiß. Ferner sind hierher einzuordnen — gewissermaßen als fortlaufende Übergänge von Schwarz zu Weiß — alle Abstufungen von Grau. Die farbigen Empfindungen lassen sich zunächst, wie folgt, anordnen (vgl. hierzu Taf. IX, Abb. 1)[2]: Rot, Orange, Gelb, Gelbgrün, Grün, Grünblau, Indigo und Violett. Mittels Purpurtönen können wir über bläulichen und rötlichen Purpur Violett mit Rot verknüpfen und so einen Farbenkreis herstellen. Betrachten wir die Spektralfarben beginnend mit Rot, dann bemerken wir, daß die anschließenden Farben in steigendem Maße gelblich werden. Zugleich tritt die Rötlichkeit mehr und mehr zurück. Wir gelangen über Orange zu Goldgelb zu Gelb. Dieses zeigt keine Spur von Anklang an Rot. An dieses „reine" Gelb schließen sich Farben an, die in steigendem Maße ins Grüne spielen. Weiterhin nimmt die Gelblichkeit ab und zugleich steigt die Grünlichkeit an. Wir gelangen so zum eigentlichen Grün. Hierauf schließen sich Farben an, die neben Grün in steigendem Ausmaße die Empfindung blau wecken: Wassergrün, Wasserblau. Schließlich fällt die Grünlichkeit vollkommen weg. Wir gelangen zum „reinen" Blau. Nun folgen Farben, in denen Bläulichkeit mit Rötlichkeit um den Vorrang streiten: Blauviolett, Rotviolett, Purpurrot. Die ganze Reihe schließt mit Rot ab, das keine Bläulichkeit mehr zeigt, und damit sind wir wieder am Ausgangspunkt des Farbenkreises angelangt.

Betrachtet man die Anteile des Farbenkreises mit ihren Übergängen, dann heben sich ohne weiteres vier Farben hervor. Es sind dies: Rot, Gelb, Grün und Blau. *Ewald Hering*[1] hat diese Farbentöne Urrot, Urgelb, Urgrün und Urblau genannt. Richtet man im Farbenkreis die Aufmerksamkeit auf die linke und die rechte und ferner die obere und untere Hälfte, dann erkennt man ohne weiteres folgendes: die linke Seite wird von Gelb, die rechte von Blau, die obere von Grün und die untere von Rot beherrscht. In Taf. IX, Abb. 2[2]), ist das unter Weglassung jener Farbentöne, die

---

[1]) Vgl. hierzu *Ewald Hering:* Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. 40 ff. Wilhelm Engelmann, Leipzig 1905. — [2]) Entnommen *Ewald Hering:* Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. Wilhelm Engelmann, Leipzig 1905.

ohne weiteres an zwei solche erinnern, dargestellt. Es sei gleich hier hervorgehoben, daß die erwähnten vier Empfindungen sich nicht in feste Beziehungen zu einer Strahlenart bestimmter Wellenlänge setzen lassen. Ist z. B. dem Auge gelbliches Rot dargeboten worden, und blickt es nun auf Urrot, dann entsteht die Empfindung eines bläulichen Rotes, und zwar infolge des sukzessiven Farbenkontrastes. Es spielt auch die Beleuchtung eine Rolle, ferner finden sich individuelle Verschiedenheiten der Farbenempfindung[1]). Diese Befunde sind von grundlegender Bedeutung und zeigen, wie sorgsam bei jedem vergleichenden Versuche vorgegangen werden muß, soll eine gemeinsame Grundlage den Ausgangspunkt bilden. Würde z. B. jemand, der ohne weitere Vorbereitung die Farben eines Spektrums betrachtet und z. B. sein rotes Ende ansieht, seine Empfindungen schildern, dann würde zum Ausdruck kommen, daß an einer bestimmten Stelle reines Rot, eben das Urrot, erkannt wird. Genau das gleiche Rot würde mit Blau vermischt erscheinen, wenn zuvor, wie eben bemerkt, ein gelbliches Rot betrachtet worden wäre. Wir müssen, um zu wirklich vergleichbaren Ergebnissen zu kommen, stets von der gleichen Einstellung der Netzhaut ausgehen und die Möglichkeit von Umstimmungen vermeiden. Ferner müssen während der Beobachtung genau die gleichen äußeren Bedingungen herrschen (gleiche Beleuchtung usw.). Wichtig ist auch, daß die gleiche Netzhautstelle gewählt wird und endlich auch, je nach der Fragestellung, die Pupillenweite die gleiche ist. Von einer solchen einheitlichen Grundlage aus muß nun möglichst nur eine äußere oder innere Bedingung verändert werden. Es wird von diesen Gesichtspunkten aus verständlich, weshalb ein und dieselbe Fragestellung verschiedene Antworten gefunden hat. Es ist nützlicher, mit den Besonderheiten des gesamten Sehapparates und den sich aus ihnen ableitbaren besonderen Anforderungen an die einzelnen Versuche vertraut zu sein, als die große Fülle von Einzelergebnissen kennen zu lernen. Ausgerüstet mit der erforderlichen Einsicht in die hohen Ansprüche, die ein eindeutiger Versuch, insbesondere auf dem Gebiete der Farbenempfindungen erfordert, wird jederzeit die Möglichkeit der kritischen Einordnung von Einzelbeobachtungen in das Gesamtbild möglich sein.

In Taf. X, Abb. 1, ist dargelegt, wie man sich die zwischen zwei benachbarten Urfarben, d. h. zwischen Rot und Gelb, Gelb und Grün und Grün und Blau liegenden Farbentöne in Hinsicht auf das Mischungsverhältnis der in Betracht kommenden Urfarben vorstellen kann. Jede Ordinate, z. B. 1, 2 und 3, 4 zeigt an, wie groß der Anteil von Rot und Gelb ist. Der Sprachgebrauch trägt dem Überwiegen der einen oder anderen Farbe Rechnung. Man spricht von einem Gelb-Rot oder einem Rot-Gelb. Dabei wird die vorherrschende Empfindung an erster Stelle genannt.

Betrachtet man die vier genannten Urfarben, dann ergibt sich eine weitere Gruppierung, indem wir jene davon einander gegenüber stellen, die sich in unserer Empfindung ausschließen. Man hat von Gegenfarben gesprochen. Es sind dies auf der einen Seite Rot und Grün und auf der anderen Gelb und Blau. Wir können uns kein Rot vorstellen, das zugleich Grün erscheint und ebensowenig Grün, dem Rot beigemischt ist. Das gleiche gilt von Gelb und Blau. Wohl aber können wir uns, was aus dem oben Mitgeteilten ohne weiteres hervorgeht, ein Blau, dem Grün bei-

[1]) Vgl. u. a. *G. Fr. Göthlin:* J. of physiol. **57**. 181 (1923).

gemischt ist und ein Rot mit Gelbbeimischung denken. Wir wollen hier gleich anfügen, daß man auch Weiß und Schwarz in gewissem Sinne als farblose „Gegenfarben" einander gegenüber gestellt hat. Es ist dies jedoch nicht berechtigt, denn, während die genannten Gegenfarben keine Übergänge zu einander zeigen (im Gegensatz zu Rot und Gelb und Grün und Blau), haben wir als Brücke zwischen Weiß und Schwarz die Graureihe. Wir können jedes Grau als ein Weiß mit bestimmter Helligkeit betrachten. Alle Abstufungen von Grau sind untereinander verwandt und stehen in Beziehung zu den Polen Weiß und Schwarz. Dabei stellt das Grau als solches in jedem Falle eine bestimmte Empfindungsqualität dar.

Viel mannigfaltiger als die Farbentöne als solche sind die verhüllten Farben, d. h. bunte Farben, denen Weiß, Grau oder Schwarz beigemischt ist. Die Verhüllung der einzelnen Farbe kann verschiedenen Grades oder aber verschiedenartig oder endlich beides zugleich sein. Es ergibt sich daraus eine Fülle von Möglichkeiten. Wir können uns z. B. ein Rot denken, dem mehr und mehr Weiß beigemengt wird, bis schließlich die Empfindung weiß immer mehr überwiegt und schließlich ganz vorherrscht.

Ewald Hering hat die Mannigfaltigkeit der Erscheinungsformen verhüllter bunter Farben durch das folgende Schema, genannt das Verhüllungsdreieck, zur Darstellung gebracht[1]). Es bedeute R in der Taf. X, Abb. 2 die Farbe Rot, W Weiß und S Schwarz. Wir können uns nun auf der Linie RW alle möglichen Abstufungen von Rot bis zu Weiß vorstellen und auf der Linie WS alle Übergänge von Weiß über Grau zu Schwarz. Endlich liegen auf der Linie RS alle Abstufungen von Rot bis Schwarz. Es würde also z. B. der Punkt x bedeuten, daß Rot und Weiß im Verhältnis von Rx und xW gemischt sind. $Ry : yS$ zeigt das Mischungsverhältnis von Rot und Schwarz an. Je mehr wir uns von R entfernen, um so mehr wiegt Schwarz vor, bis wir in S anlangen, d. h. reines Schwarz vor uns haben. $Wz : zS$ bezeichnet das Mischungsverhältnis von Weiß zu Schwarz, d. h. ein bestimmtes Grau. Die Linie Ra verbindet ein bestimmtes Mischungsverhältnis von Weiß und Schwarz, d. h. ein bestimmtes Grau, mit Rot. Wir können uns nun vorstellen, daß die Mischung von Weiß und Schwarz mit verschiedenen Mengen von Rot vermengt ist (z. B. im Verhältnis von Rc und ca).

Am einfachsten kann man „Verhüllungsversuche" vermittels des Farbenkreisels ausführen. Nehmen wir z. B. ein weißes, kreisrundes Blatt Papier, und schneiden wir es an einer Stelle bis zum Mittelpunkt durch, dann können wir ein farbiges Papier, das in gleicher Weise vorbereitet ist, so in das erstere hineinschieben, daß eine einheitliche kreisförmige Fläche zustande kommt, deren einer Sektor weiß und der andere farbig ist (vgl. Taf. X, Abb. 3). Wir haben es nun in der Hand, das Mengenverhältnis von Farbe und Weiß beliebig zu wechseln. Wir können so in großer Zahl fast gesättigte Farbtöne bis zur größten Verhüllung erreichen. An Stelle von Weiß können wir die Wirkung der Beimischung verschiedener Grauabstufungen beobachten und endlich auch Schwarz und bestimmte Farben mischen. Wir erhalten so eine Fülle prachtvoller

[1]) Vgl. hierzu und zu der übrigen Darstellung *Ewald Hering:* Grundzüge, l. c.

dunkler Farben. Schließlich können wir mit der gleichen Methode verschiedene Farben mischen. Maßgebend für die Möglichkeit der subjektiven Farbenmischung ist die S. 156 besprochene Trägheit im Ablauf der Erregung in der Netzhaut. Es sind die positiven Nachbilder, die bei genügend rascher Umdrehung der aus gefärbten Sektoren bzw. Flächen zusammengesetzten Scheibe bewirken, daß der neue Reiz eintrifft, bevor die durch den vorausgehenden bedingte Erregung abgeklungen ist.

Wir müssen uns nun noch der Frage zuwenden, ob die Helligkeit eines Farbtones lediglich von dem Grade der Beimischung von Weiß bzw. Schwarz bzw. Grau abhängig ist. Sie läßt sich leicht durch einen Versuch beantworten. Nehmen wir an, daß eine bestimmte Farbe, z. B. Blau, durch Beimengung von Schwarz einen bestimmten Grad von Helligkeit bzw. Dunkelheit zeige. Jetzt mischen wir genau das gleiche Schwarz unter Innehaltung des gleichen Mischungsverhältnisses, wie zuvor, Gelb bei. Falls nun nur das Mischungsverhältnis von Farbenton und Weiß bzw. Schwarz für die Helligkeit der einzelnen Farbe in Frage kommen würde, so müßte unabhängig von der Art des Farbentones sich auf dem erwähnten Wege ohne weiteres bei jedem solchen die gleiche Helligkeit hervorrufen lassen. Das ist nun nicht der Fall, vielmehr hat jeder einzelne Farbenton an und für sich Einfluß auf seine Helligkeit. Er bleibt auch in den ungesättigten Farbtönen erhalten. Wir haben übrigens schon S. 152 darauf aufmerksam gemacht, daß uns reines Gelb viel heller erscheint als z. B. reines Blau. Haben wir ein Gelb und ein Blau von etwa gleicher Helligkeit vor uns, dann besteht kein Zweifel darüber, daß das erstere Grau oder Schwarz beigemischt enthält. Es kann aber der Fall auch so liegen, daß dem Blau Weiß beigemengt ist und so seine Helligkeit gehoben wird. Man kann somit zum Ausdruck bringen, daß Helligkeit eine besondere Eigenschaft von Weiß, Gelb und Rot und Dunkelheit eine solche von Schwarz, Grün und Blau darstellt. *Ewald Hering* hat die erwähnten Qualitäten Eigenhell und Eigendunkel genannt. Man hat auch von spezifischer Helligkeit gesprochen. Sie macht sich bei jedem Farbenton geltend. Wirken mehrere Urfarbentöne mit, dann ist die vorhandene Helligkeit die Resultante des Eigenhells oder Eigendunkels der Farbenkomponenten. Haben wir z. B. Orange vor uns, dann haben wir es mit den Anteilen Rot, Gelb, Weiß und Schwarz zu tun, d. h. mit drei hellen Urkomponenten und einer dunklen. Jede grünblaue Farbe weist drei dunkle (Grün, Blau und Schwarz) Komponenten und einen hellen (Weiß) Anteil auf. Rotblau und Grüngelb besitzen zwei helle und zwei dunkle Anteile. Wir haben somit bei der Beurteilung der Helligkeit eines Farbentones einerseits zu berücksichtigen, welche Urfarben beteiligt sind und ferner, in welchem Ausmaße Beimengung von Weiß-Schwarz in Frage kommt. Spezifische Helligkeit und Verhüllung zeitigen als Endergebnis die bestimmte Helligkeit. Daß diese auch dann noch keine gegebene ist, haben wir genugsam betont. Es sei an die Adaptationserscheinungen erinnert (vgl. S. 146 ff.).

Anstatt, wie oben angeführt, Summationswirkungen von Strahlen verschiedener Wellenlängen in der Netzhaut selbst bzw. in dem Empfindungszentren herbeizuführen, wobei man, wie erwähnt, den Umstand des trägen Erregungsablaufes ausnützt, kann man auch so verfahren, daß man Strahlen bestimmter Wellenlängen aus zwei Spektren isoliert und

durch geeignete Vorrichtungen an den gleichen Ort wirft und dabei mischt. Sowohl mittels dieser Methode als der oben genannten Farbenkreiselmethode lassen sich zahlreiche Probleme verfolgen. Vor allem sind Vergleiche eines bestimmten Farbentones mit einer durch Mischung von Strahlen verschiedener Wellenlänge hervorgerufenen Farbenempfindung durchgeführt worden. Aus nahe liegenden Gründen ermöglichen nur Mischungen homogener Spektrallichter genaue Ergebnisse, während gefärbte Flächen in keinem Falle homogenes Licht, sondern vielmehr Strahlen verschiedener Wellenlänge zurückwerfen. Nicht in Frage kommen übrigens die sogenannten Subtraktionsfarben, die durch Vermischen gefärbter Pulver oder Flüssigkeiten zustande kommen. Mischen wir z. B. eine blau und eine gelb gefärbte Flüssigkeit, dann erscheint die Mischung grün. Es kommt das daher, daß die erstere in der Hauptsache blaue Strahlen und daneben grüne und violette hindurchtreten läßt, während die roten und gelben Strahlen die Flüssigkeit nur in geringem Grade passieren. Die gelb gefärbte Flüssigkeit dagegen ist durchlässig für die gelben Strahlen und ferner auch für die roten und grünen, während dagegen blaue und violette Strahlen fast ganz zurückgehalten werden. Erfolgt Mischung beider Flüssigkeiten, so werden nunmehr — vorausgesetzt, daß die in ihnen enthaltenen Farbstoffe keine Änderung erleiden — in der Hauptsache grüne Strahlen hindurch gelassen, weil die blaue Flüssigkeit die roten und gelben und die gelbe Lösung die blauen und violetten absorbiert[1]).

Die Untersuchungen über Farbenempfindungen hervorgerufen durch Farbenmischungen haben zu dem folgenden, bedeutungsvollen Ergebnisse geführt. Werden zwei Farbentöne des Spektrums mit einander gemischt, dann ereignet sich folgendes: Es wird die Mischung farblos, oder aber es entsteht die Empfindung einer Spektralfarbe oder einer Farbe, die im Spektrum nicht vorhanden ist. Schließlich ist noch der Fall möglich, daß eine ungesättigte Spektralfarbe in Erscheinung tritt.

Betrachten wir zunächst den ersten Fall. Es sei vorausgeschickt, daß selbstverständlich ebenso, wie man das weiße Licht an Hand der Eigenschaft der verschiedenen Brechbarkeit der es zusammensetzenden Anteile in seine farbigen Komponenten, d. h. in Strahlen verschiedener Wellenlänge zerlegen kann, dieses durch Mischung der letzteren wieder entsteht. Wir dürfen bei allen diesen Überlegungen und Beobachtungen keinen Augenblick außer acht lassen, daß die Begriffe Licht und Farbe aus den uns eigenen Empfindungen hervorgegangen und nicht „objektiv" begründet sind. Farblose Empfindungen werden außer durch die eben erwähnte Mischung sämtlicher Spektralfarben auch durch eine solche eines langwelligen Lichtes mit einem kurzwelligen erhalten, und zwar gehört zu jeder Strahlenart der ersteren Art eine bestimmte der zweiten. Man hat Farben, von denen zwei zusammengemischt, weiß ergeben, Komplementärfarben[2]) genannt. Folgende Farbenpaare stellen solche dar: Rot und Grünlichblau, Orange und Blau, Gelb und Indigo, Grünlichgelb und Violett.

---

[1]) Vgl. hierzu *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **2**. 103 ff. — [2]) Vgl. ihre Wellenlängen bei *H. v. Helmholtz:* Handb., l. c. **2**. 107. — *M. v. Frey* u. *J. v. Kries:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 336 (1881). — *König* u. *Dieterici: Wiedemanns* Annalen. **33** (1887). — *R. P. Angler* u. *W. Trendelenburg:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **39**. 284 (1905).

Abb. 1.

Abb. 2.

Grün hat innerhalb der Reihe der Spektralfarben keine Komponente, mit der es sich zu Weiß ergänzen könnte. Es bildet mit Purpur zusammen Weiß.

Bei der Mischung von zwei Farben kann fernerhin die gleiche Empfindung ausgelöst werden, wie von einer einzelnen Spektralfarbe. Dieser Fall tritt dann ein, wenn langwellige Lichter bis zum Grün zur Mischung kommen, und zwar werden Farbenempfindungen ausgelöst, die denen entsprechen, die von den entsprechenden zwischen Rot und Gelb liegenden Strahlen bestimmter Wellenlänge veranlaßt werden. Die entstehenden Empfindungen sind je nach dem Verhältnis der Mischung der beiden Strahlungen Orange, Gelbgrün oder Gelb. Je mehr langwelliges Licht vorhanden ist, um so mehr entsteht die Empfiindung Orange. Ein Überwiegen kurzwelligen Lichtes bewirkt Gelbgrünempfindung.

Den dritten Fall haben wir oben bereits erwähnt, nämlich das Zustandekommen einer Farbenempfindung, die von Spektrallichtern nicht ausgelöst wird. Es ist dies die Empfindung Purpur infolge Mischung der Strahlen beider Enden des Spektrums (Rot und Violett). Der Farbenton hängt vom Mischungsverhältnis beider Strahlenarten ab. Je mehr langwelliges Licht verwendet wird, um so mehr tritt im Purpur die Rotempfindung hervor.

Der letzte Fall stellt in gewissem Sinne eine Überleitung zu den Komplementärfarben dar. Werden nämlich zwei Farben, die im Spektrum weniger weit von einander entfernt sind als die Komplementärfarben, gemischt, so entsteht die Empfindung eines zwischen beiden angewandten Farben liegenden Farbentones, jedoch in einem von deren Abstand abhängigen Grad der Ungesättigtheit, d. h. einer mehr oder weniger großen Beimischung von Weiß. Je kleiner der Abstand beider Farben ist, um so gesättigter erscheint die entstehende Farbe, je größer er ist, um so mehr tritt Weiß in Erscheinung, und ist er groß genug, dann haben wir als Ergebnis Weißempfindung. Werden Farben gemischt, die weiter als Komplementärfarben auseinander liegen, so erhält man Purpur oder Farben, die zwischen einer der zur Mischung verwendeten Farbe und dem entsprechenden Ende des Spektrums gelegen sind. Auch hierbei besteht unvollständige Sättigung. Je größer der Abstand des zur Mischung verwendeten Farbenpaares im Spektrum ist, um so mehr tritt das Weiß zurück, d. h. um so gesättigter erscheint die Farbe. Es ist besonders bedeutungsvoll, daß durch Mischung von Violett und Blaugrün zwar die im Spektrum zwischen diesen Farben liegenden Farbentöne, d. h. alle Abwandlungen von Blau hervorgebracht werden können, jedoch ausschließlich mehr oder weniger stark verhüllt, d. h. ungesättigt.

H. v. Helmholtz[1]) hat die oben dargelegten Befunde in einem Schema — genannt Farbendreieck — zur Darstellung gebracht (vgl. Abb. 95)[2]). Aus ihm läßt sich folgendes ablesen: Einmal erkennt man die Spektralfarben von Rot bis Grün und von Grün bis Violett; ferner tritt das von Rot zu Violett überführende Purpur in Erscheinung. Die Verbindungslinie von Violett zu Grün ist nicht gerade, vielmehr gebogen gezeichnet. Damit soll zum Ausdruck gebracht werden, daß die Mischung von zwei auf ihr

---

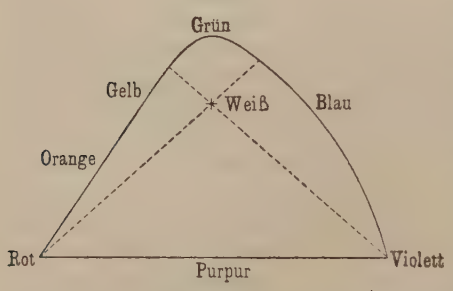
[1]) Vgl. *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. 2. 117 ff., und *J. v. Kries:* Handbuch der Physiologie des Menschen (herausgegeben von *W. Nagel*). 3. 117 (1905); Heft 1. 105. Leopold Voß, Hamburg und Leipzig 1897. — *G. Fr. Göthlin:* J. of physiol. 57. 181 (1923). — [2]) Entnommen: *H. v. Helmholtz:* Handbuch d. physiol. Optik, l. c. 2. 117.

liegenden Farben zu keiner gesättigten Farbe führt, vielmehr schließt diese Weiß in sich ein. Es wird dadurch sinnfällig gemacht, daß die Gerade, die zwei auf der Linie Violett-Grün liegende Farbe verbindet, einen Teil der Innenfläche der Figur, die ausschließlich ungesättigte Farben darstellt und im Maximum der Verhüllung Weiß ergibt, mit umfaßt. Im Gegensatz dazu verläuft die Linie Rot-Grün bis zu Gelbgrün gerade. Dem entspricht, daß die Mischung von zwei auf ihr zwischen Rot und Gelbgrün liegenden Farben zu gesättigten Spektralfarben führt.

Es lassen sich ferner die Komplementärfarben durch Linien verbinden. Da, wo sie sich schneiden, treffen wir auf „Weiß". Endlich lassen sich aus dem Schema die Mengen bzw. Intensitäten von zwei Farben ablesen, aus deren Mischung eine bestimmte Mischfarbe hervorgeht. So kann man als besonderen Fall jene Mengen von Komplementärfarben bestimmen, die zur Weißempfindung führen. Es sind die Abstände zweier Komplementärfarben vom Weißpunkt so gewählt, daß sie umgekehrt proportional jenen Mengen sind, die Weißempfindung verursachen.

Wir kommen auf Grund der gegebenen Darstellung zu der Folgerung, daß die außerordentlich große Anzahl von Reizen[1]) — homogene Lichter und Mischungen von solchen in allen möglichen Intensitätsverhältnissen mit und ohne Kombination mit Weiß-Schwarz bzw. Grau — ganz offenbar nicht ebenso viele gesonderte Wirkungen in jenen Zellen auslöst, die in Beziehung zum ganzen Sehvorgang stehen. Es ist von grundlegender Bedeutung, daß die „physiologische Valenz" — *E. Hering* versteht darunter die Stärke der Wirkung eines Lichtes auf Netzhautanteile — irgend welchen Lichtes und Lichtgemisches sich als Funktion von drei Farben darstellen läßt. Man kann diese Erkenntnis auch, wie folgt, ausdrücken: Es lassen sich innerhalb eines gewissen Bereiches durch Mischung beliebig vieler Lichter keine anderen Reizerfolge hervorbringen als durch Mischung von nur drei Lichtern. Wird ein bestimmter Farbenton — ganz gleichgültig, aus welchen Komponenten er hervorgegangen ist — dargeboten, dann vermögen wir ihn auch durch Mischung von drei Farben in geeignetem Mengenverhältnis darzustellen. Dabei geht uns das Vermögen, die einzelne Empfindung zu analysieren, ab! Das heißt mit anderen Worten, das Sehorgan vermittelt uns bestimmte Empfindungen, ohne daß dabei die sie hervor-

Abb. 95.



[1]) Über einen Versuch die verschied. Farbenempfindungen in ein System zu bringen, vgl. *Wilh. Ostwald:* Farbenfibel; Farbenlehre; Farbenatlas; Farbenharmonie. Unesma. Leipzig 1918. — Vgl. dazu *J. v. Kries:* Abhandl. z. Physiol. d. Gesichtsempfindungen, herausgegeben von *J. v. Kries.* 4. H., 144. Joh. Ambr. Barth, Leipzig 1918. — *O. Zoth:* Z. f. Sinnesphysiologie. 55. 171 (1923); Handbuch der biol. Arbeitsmethoden *(E. Abderhalden).* Abt. V, Teil 6. 743 (1925). — Ferner *Friedrich Bohnenberger:* Die Bedeutung der *Ostwald*schen Farbenlehre. Tübinger naturwiss. Abhandl. 7. Heft. J. C. B. Mohr, Tübingen 1924.

bringenden Strahlenarten von Fall zu Fall erkannt werden. Weiß ist für uns eine einheitliche Empfindung. Es besteht kein irgendwie gearteter Unterschied, ob es durch Mischung aller Spektralfarben oder aus Komplementärfarben oder endlich durch Mischung von Rot, Grün und Violett entsteht. Der Umstand, daß drei Farben genügen, um in geeignetem Mengenverhältnis gemischt, sämtliche Lichtempfindungen hervorzubringen, die in Frage kommen, hat dazu geführt, die Art des Sehens ein trichromatisches zu nennen.

Um vergleichende Untersuchnngen vornehmen zu können, hat man das Ergebnis von Farbenmischungen in die Form von Gleichungen (Mischungsgleichungen, Farbengleichungen) gebracht. Nehmen wir an, es seien Strahlen der Wellenlänge 670 $\mu\mu$ (Rot) und solche von 530 $\mu\mu$ (Grün) gemischt worden. Es sei die den Strahlen von 589 $\mu\mu$ Wellenlänge entsprechende Empfindung entstanden. Es läßt sich dieser Befund in die Formel bringen

$$\underbrace{670\,\mu\mu}_{a} + \underbrace{530\,\mu\mu}_{b} = \underbrace{589\,\mu\mu}_{c} \text{ (Gelb).}$$

Sie bedeutet: Gleichzeitige Einwirkung der Menge a der Strahlung 670 $\mu\mu$ mit der Menge b der Strahlung 530 $\mu\mu$ führt zur gleichen Empfindung, wie sie durch die Menge c der Strahlung 589 $\mu\mu$ hervorgerufen wird oder abgekürzt: Rot + Grün = Gelb. Prüft man unter verschiedenen äußeren und inneren Bedingungen, wie z. B. verschiedene Helligkeit, Umstimmung des Auges in bestimmter Richtung usw., dann erhält man bei den Farbenmischungen verschiedene Ergebnisse! Es zeigen sich auch individuelle Einflüsse. Sie sind zum Teil auf einen verschiedenen Gehalt der Macula lutea an gelbem Farbstoff zurückgeführt worden. Er bedingt eine verschieden große Absorption von Lichtstrahlen[1]).

Sehr schön lassen sich die Einstellungen auf bestimmte Farbenempfindungen zum Ausdruck bringen, wenn eine Scheibe verwendet wird, die einen äußeren feststehenden, farbigen (bzw. weißen, grauen oder auch schwarzen) Rand besitzt und im Zentrum Sektoren aufweist, die sich gegen einander verschieben lassen (so wie es in Taf. X, Abb. 3, dargestellt ist). Während die Gesamtscheibe gedreht wird, lassen sich die Sektoren in ein verschiedenes Flächenverhältnis zu einander bringen. Man verschiebt jene so lange, bis die Empfindung einer vollen Übereinstimmung mit der Farbe der Randfläche entsteht und stellt dann fest, wie groß die eingestellten Sektorenflächen sind.

In diesem Zusammenhange sei kurz jener Untersuchungen gedacht, welche die Lösung von Problemen der folgenden Art zum Ziele hatten. Einmal interessiert die Frage des Verlaufs der Erregung unter Verwendung homogenen Reizlichtes. Es zeigte sich, daß Unterschiede in der Er-

---

[1]) Vgl. über die individuelle spektrale Absorptionskurve der Macula lutea: *vom Hofe:* Berichte über die gesamte Physiologie. **32**. 692 (1925). — Vgl. auch *A. Kohlrausch:* Ebenda. **22**. 495 (1923). — *Maxwell:* Philos. transact. **150**. 57 (1860). — *Max Schultze:* Über den gelben Fleck. Bonn 1866. — *M. v. Frey* u. *J. v. Kries:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 336 (1881). — *E. Hering:* Lotos. N. F. **6** (1885). — *M. Sachs: Pflügers* Arch. **50**. 574 (1891). — *E. Hering: Pflügers* Arch. **54**. 281 (1893). — *Breuer:* Abhandl. zur Physiol. der Gesichtsempfindungen aus dem physiol. Institut in Freiburg i. B., herausgegeben von *J. v. Kries*. Heft 1. 189. Leopold Voß, Hamburg-Leipzig 1897. — *S. W. Kravkov: Pflügers* Arch. **210**. 781 (1925).

reichung des Maximums der Erregung und ihres Abklingens vorhanden sind. Darauf ist die Empfindung des Flimmerns zurückzuführen, wenn eine Scheibe mit farbigen Sektoren in kreisende Bewegung versetzt wird. Zwischen jener Umdrehungsgeschwindigkeit, bei der die einzelnen Farben noch zu erkennen sind und jener, bei der die Verschmelzung zu einem einheitlichen Eindruck erfolgt, findet sich eine solche, bei der sich Flimmern bemerkbar macht. Offenbar ist diese Empfindung dadurch bedingt, daß die „Erregungskurven" der einzelnen Farben einen ungleichen Verlauf haben. Während bei der einen bei einer bestimmten Geschwindigkeit der Umdrehung der nachfolgende Reiz die in Frage kommende Netzhautstelle noch im Stadium der Erregung trifft, die vom vorausgegangenen Reiz bewirkt ist, und somit die Bedingungen zu einer Verschmelzung gegeben sind, ist das bei einem zweiten und weiteren Lichtreiz noch nicht der Fall. Es ist ferner die Fähigkeit, Helligkeitsunterschiede bei den einzelnen Farben festzustellen, geprüft worden[1]). Es zeigten sich bei den einzelnen Farben nicht unerhebliche Unterschiede, jedoch waren die Ergebnisse nicht einheitlich. Geprüft worden ist ferner die Fähigkeit, Veränderungen im Farbenton und im Sättigungsgrad nachzuweisen.

Wir haben nunmehr die wesentlichsten Erscheinungen auf dem Gebiete des Lichtsinnes und der Lichtempfindung besprochen. Es verbleibt, den Versuch zu unternehmen, sie von einheitlichen Gesichtspunkten aus zu betrachten, kurz eine Theorie des Sehvorganges zu entwickeln. Wir wollen an der Stelle anknüpfen, zu der wir bei der Verfolgung des Strahlenganges durch die durchsichtigen Augenmedien gelangt waren. Bis zu diesem Punkte befanden wir uns auf dem Boden gesicherter Tatsachen. Es ließ sich allerdings besonders an Hand der Forschungen *Gullstrands* darlegen, daß uns die Betrachtung des dioptrischen Apparates als Camera obscura in vielen Einzelheiten Probleme aufgibt, die durchaus noch nicht als restlos beantwortet gelten können. Aus einfachen Anschauungen ist die Forschung zu immer verwickelteren Erscheinungen vorgedrungen. Wir hüten uns dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse über den Strahlengang im Auge von auf der Netzhaut entstehenden scharfen Bildern zu sprechen. Wir müssen viel mehr, als es früher der Fall war, mit Zerstreuungskreisen rechnen, die sich am Rande der Bilder geltend machen; jedoch werden diese, wie wir S. 171 erfahren haben, durch die besonderen Vorgänge, die dem Simultankontrast zugrunde liegen, ausgeglichen.

Sobald wir nunmehr der so außerordentlich wichtigen Frage nach den Beziehungen der Lichtenergie (wie man kurzer Hand jenen Bereich elektromagnetischer Schwingungen bezeichnen kann, von dem aus Lichtempfindungen auslösbar sind) zu jenen energetischen Vorgängen, die Ausgangspunkte für den Zustand der Erregung sind, nachgehen, gelangen wir zur Zeit noch in das Gebiet von Theorien. Wir haben im Laufe unserer Vorlesungen immer wieder erkannt, daß dann, wenn wir auf einen Vorgang stoßen, der uns nicht unmittelbar Zusammenhänge mit entsprechendem

---

[1]) Vgl. u. a. *J. v. Kries* im Handbuch der Physiologie (herausgeg. von *Nagel*). **3**. 28, 258 ff. (1905), und im Handbuch der physiol. Optik von *Helmholtz*, 3. Aufl. **2**. 347 ff. (1911). — *Siebeck:* Z. f. Physiol. der Sinnesorg. **41**. 71 (1907). — *F. P. Boswell:* Ebenda. **42**. 310 (1908). — *G. Abelsdorff, W. Dieter* u. *A. Kohlrausch: Pflügers* Arch. **196**. 118 (1922). — *A. Kohlrausch:* Ebenda. **200**. 210, 216 (1923). — *H. Laurens* u. *W. F. Hamilton:* Americ. j. of physiol. **65**. 547, 569 (1923).

Geschehen in der unbelebten Natur offenbart, nach Analogien zu solchem gesucht wird. Genau der gleiche Weg ist zur Erklärung jener Vorgänge eingeschlagen worden, die als Erfolg eine bestimmte Lichtempfindung zeitigen. Es ist richtig, daß wir eine ganze Reihe objektiv feststellbarer Prozesse kennen, die sich unter dem Einfluß der Belichtung in der Netzhaut — zum Teil auf bestimmte ihrer Elemente lokalisierbar — vollziehen (vgl. hierzu Vorlesung 6), jedoch ist es im Einzelfall schwer, sie in ihrer Bedeutung für den Sehvorgang einzugliedern.

Sehen wir uns zunächst nach weiteren Vorgängen in der belebten Natur um, die von jenem Gebiete elektromagnetischer Schwingungen aus, das deshalb, weil durch sie bestimmte Empfindungen ausgelöst werden, den Namen Licht erhalten hat, beeinflußt bzw. in die Wege geleitet werden. Es sei an die Bedeutung der Lichtenergie für die Kohlensäureassimilation in der Pflanzenwelt erinnert[1]). Wir haben seinerzeit erfahren, daß ganz bestimmte Strahlenarten besonders wirksam bei der Durchführung jenes so wichtigen Prozesses sind und zugleich festgestellt, daß nur solchen eine Bedeutung für den Assimilationsvorgang zukommen kann, die vom Blattfarbstoff absorbiert werden. Wir erfuhren, daß ganz allgemein für die Auslösung photochemischer Vorgänge der Absorptionsprozeß Vorbedingung ist[2]). Diese Feststellungen waren es, die übertragen auf das Auge, zu der Annahme führten, daß als erster Vorgang die Absorption von Lichtstrahlen durch bestimmte Anteile der Netzhaut in Frage komme. Ihm folgt dann — nach dieser Vorstellung — ein photochemischer Prozeß, der weiterhin das Protoplasma jener Zellen, die für den sich herausbildenden Reiz empfänglich sind, in seinem Zustand verändert[3]). Es entsteht eine Konstellation in der Ionenverteilung und zugleich in dem Zustand der kolloiden Teilchen des Zellinhaltes, welche die Bezeichnung erregter Zustand erhalten hat. Als Folgeerscheinungen haben wir dann in zwangsläufiger Folge Zustandsänderungen in mit den Reizempfangsstellen verknüpften Ganglienzellen der Netzhaut und anschließend eine Weiterleitung der Erregung in der Optikusbahn zu Zellen, die in den Corpora quadrigemina anteriora, dem Corpus geniculatum laterale (externum) und Pulvinar thalami optici liegen. Von da aus wird dann durch besondere Nervenbahnen jenes Rindengebiet des Großhirnes erreicht, in dem die Lichtempfindung zustande kommt.

Wir haben nun in Vorlesung 6 über Versuche berichtet, die zum Ziele hatten, jenen Anteil der Netzhaut ausfindig zu machen, in dem die Lichtenergie jene Umwandlung erfährt, die dem Absorptionsvorgang und anschließend daran dem photochemischen Prozeß zugrunde liegt. Unsere Aufgabe muß es sein, Schritt für Schritt jenen Vorgängen zu folgen, die sich von dem Augenblicke an ereignen, in dem Lichtstrahlen das Sinnesepithel erreicht haben. Bis dahin haben wir eine bestimmte Form elektromagnetischer Schwin-

---

[1]) Physiologische Chemie I, Vorlesung 4. — [2]) Vgl. hierzu *Th. v. Grotthus:* Jahresverh. d. kurländ. Gesellsch. f. Literatur u. Kunst. **1**. 119 (1819); *W. Ostwalds* Klassiker. Nr. 152, 94 (1906). — *J. W. Draper:* Philos. mag. and j. of science. (3). **19**. 195 (1841). — [3]) Vgl. hierzu *L. Moser:* Ann. d. Physik u. Chemie. **56**. 177 (1842). — *Julius Bernstein:* Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme. C. Winter, Heidelberg 1871. — *W. Kühne: Hermanns* Handbuch d. Physiol. **3**. 1. Teil. 1879. — *G. E. Müller:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **10**. 1, 321 (1896); **14**. 1, 161 (1897). — Vgl. auch *E. Hering:* Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. l. c. — *V. Bauer: Pflügers* Arch. **141**. 479 (1911).

gungen vor uns. Wir wissen, daß Energie nicht verschwinden kann, wohl aber kann sie in eine andere Form übergehen. Es sei in dieser Beziehung an die Umwandlung von Lichtenergie in chemische Energie in den Blattfarbstoff enthaltenden Pflanzenteilen erinnert und an die direkte Verwandlung der letzteren in Arbeitsenergie im Muskel oder in Wärmeenergie. Es kann die strahlende Energie, die in der Netzhaut zur Absorption kommt und nicht reflektiert wird, keineswegs verloren gehen. Es gilt somit, den Energieverwandlungen zu folgen. Leider wissen wir hierüber nichts Bestimmtes. Es bestehen mehrere Möglichkeiten. Einmal können die Lichtstrahlen das Protoplasma des Sinnesepithels oder bestimmte Anteile davon direkt beeinflussen oder aber, es findet sich in der Netzhaut eine, die Beziehung der Lichtenergie zum Sinnesepithel vermittelnde Substanz. Unwillkürlich taucht in uns die Erinnerung an den Sehpurpur und seine auf S. 140 geschilderten Beziehungen zu Lichtstrahlen bestimmter Wellenlänge auf. Wir erinnern uns der Absorption von solchen durch ihn. Ferner denken wir an die Veränderung des Sehpurpurs zu Sehgelb und zu farblosen Verbindungen[1]). Vor allem fesselt uns von dem Gedankengang aus, daß Lichtabsorption und anschließende photochemische Vorgänge in engster Beziehung zum Erregungsvorgang im Sinnesepithel stehen könnten, der Umstand, daß der Sehpurpur — ganz offenbar unter Vermittlung der Pigmentzellen der Retina — immer wieder neu gebildet wird[2]). Es handelt sich ohne jeden Zweifel um einen umkehrbaren Vorgang, d. h. mit anderen Worten, um eine Verschiebung des Gleichgewichtes vom Sehpurpur aus bis zur farblosen Phase. Für diese ist Lichteinfall im positiven und negativen Sinne maßgebend. In der Tat wird angenommen, daß es die Zerlegung von Sehpurpur ist, die den Erregungszustand der Stäbchenzellen vermittelt. Erfolgt dieser Vorgang plötzlich, dann kommt es zur Erscheinung der Blendung. Es ist ganz gut denkbar, daß Sehfarbstoff und Erregungszustand der Stäbchenzellen auf das innigste miteinander verknüpft sind, und daß seinen einzelnen Umwandlungsstufen die Eigenschaft reizauslösend zu sein, in bestimmtem Grade innewohnt.

Es sei gleich hier der Vorstellung gedacht, daß dem Sehpurpur eine ausschlaggebende Bedeutung beim Adaptationsvorgange zukomme. Zu ihr hat die Beobachtung geführt, daß die Fovea centralis und ihre nächste Umgebung, soweit sie nur Zapfenzellen aufweist, eine viel langsamere und außerordentlich viel unvollkommenere Einstellung beim Dämmerungssehen aufweisen (vgl. S. 149)[3]), während jene Netzhautanteile, in denen die Stäbchenzellen zu finden sind, jene Fähigkeit in hervorragender Weise zeigen. Mehr und mehr ist die Idee in den Vordergrund getreten, in der Netzhaut seien zwei ihrer Funktion nach nicht gleichwertige Sehapparate vereinigt, nämlich der Zapfenzellen- und Stäbchenzellenapparat[4]). Der erstere erfüllt seine

[1]) Bei schwacher Belichtung erfolgt Ausbleichung ohne Farbenumschlag, bei stärkerer erfolgt Bildung von Sehgelb. Vgl. hierzu *Holm:* Arch. f. Ophthalm. **111**. 72 (1923). — [2]) Vgl. hierzu *Y. Rengvist:* Skand. Arch. f. Physiol. **40**. 226 (1920). — [3]) *Dittler:* Z. f. Psychol. und Physiol. der Sinnesorgane. **46**. 166 (1912). — Vgl. auch *Best:* Z. f. Biol. **68**. 111 (1918); Arch. f. Ophthalm. **97**. 168 (1918). — *Kohlrausch: Pflügers* Arch. **196**. 113, 118 (1922). — [4]) *Max Schultze:* Arch. f. mikrosk. Anat. **2**. 175 (1866). — *Parinaud:* l. c. S. 150, Zitat 1. — *J. v. Kries:* A. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 1882; Zentralbl. f. Physiol. **8**. 694 (1895); **10**. 1 (1896); Z. f. Psychol. und Physiol. der Sinnesorgane. **9**. 81 (1896); **15**. 247, 327 (1897); **25**. 225 (1901).

wesentlichste Aufgabe beim Tagessehen und der letztere im Dämmerungssehen. Eine ganz wesentliche Stütze erhielt die Vorstellung einer gesonderten Funktion des Stäbchen- und Zapfenapparates im erwähnten Sinn durch den Befund des Fehlens der Zapfenzellen bei Nachttieren (z. B. Igel, Fledermaus, Maulwurf, Eule) und des Mangels an Stäbchenzellen bei ganz ausgesprochenen Tagtieren (Eidechse, Schlange). In der Folge wurden jedoch Nachttiere festgestellt[1]), bei denen die Stäbchenzellen fehlen (Schildkröte). Ferner wurde erkannt, daß bei den Hühnern, in deren Netzhaut ausschließlich Zapfenzellen vorkommen, eine ausgesprochene Dunkeladaptation vorhanden ist. Es ist nicht ganz leicht, Stellung zu der an und für sich sehr anziehenden sogenannten Duplizitätstheorie zu nehmen, nämlich zu jener Anschauung, welche die von uns eingehend geschilderten besonderen Erscheinungen im Dämmerungssehen in Beziehung zum Sehpurpur und damit zugleich zu den Stäbchenzellen bringt und den Zapfenzellen die wesentlichsten Funktionen im Zustand der Helladaptation des Auges zuweist. Es hängt alles davon ab, inwieweit wir berechtigt sind, die betreffenden Sinnesepithelarten in der Tierreihe in bezug auf ihre Funktionen einander gleich zu setzen. Wie vorsichtig man in dieser Richtung sein muß, beweist der Umstand, daß es sich als unrichtig herausgestellt hat, aus der Anwesenheit von Zapfenzellen ohne weiteres auf das Vorhandensein einer Farbenempfindung zu schließen. Wir wissen jetzt, daß bei uns zwar die Zapfenzellen einzig und allein für die Vermittlung von Farbenempfindungen in Frage kommen, jedoch nicht schlechthin jede Zapfenzelle das gleiche leistet — es sei an die teilweise Farbenblindheit bestimmter Netzhautzonen erinnert, vgl. S. 163. Ebenso dürfen wir als sicher festgestellt annehmen, daß in der Tierreihe in sehr weitem Umfang, trotz der Gegenwart von Zapfenzellen Farbenempfindungen fehlen oder aber doch in ihrer Mannigfaltigkeit beschränkt sein können[2]). An Stelle von solchen treten in charakteristischer Weise Helligkeitsempfindungen auf — etwa in der Art, wie wir die Spektralfarben bei Dunkeladaptation, wie wiederholt geschildert, verschieden hell wahrnehmen, ohne jedoch Farbenempfindungen zu haben.

Es ist nun entgegen früherer Behauptungen als sicher gestellt zu betrachten, daß sich die reine Zapfengegend in unserem Auge — die Macula lutea — nicht vollständig gegensätzlich zur weiteren Umgebung der Netzhaut mit ihrem Stäbchenapparat verhält. Es ist eine verlangsamte und stark abgeschwächte Dunkeladaptation jener Netzhautgegend festgestellt. Es ist nun ganz gut denkbar, daß bei den Hühnern, bei denen der Zapfenapparat in ganz ausgesprochener Weise Dunkeladaptation aufweist, eine Eigenschaft in gesteigertem Maße vorhanden ist, die unserem entsprechenden Sinnesepithel nur noch in rudimentärer Form zukommt. Man könnte an eine allmähliche Differenzierung des ganzen Sinnesepithelapparates denken und sich vorstellen, daß im Laufe der Entwicklung eine Scheidung der Funktionen der Stäbchen- und Zapfenzellen eingetreten ist, wobei wir immer wieder hervorheben müssen, daß das Wesentliche der getrennten Funktionen zen-

[1]) Vgl. u. a. hierzu *D. Katz* u. *G. Révész:* Z. f. Sinnesphysiol. **48**. 165 (1914). — [2]) Vgl. hierzu *C. v. Hess:* Ergebnisse der Physiol. *(Asher-Spiro).* **20**. 68 ff. (1922). Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — *Wilh. Burkamp:* Z. f. Sinnesphysiol. (2). **55**. 133 (1923). — *Schmidt-Auracher: Pflügers* Arch. **210**. 149 (1925). — *K. v. Frisch:* Z. f. vergl. Physiol. **2**. 393 (1925).

tral begründet ist. Es kommt nicht nur darauf an, daß geeignete Reizaufnahmestellen vorhanden sind, die auf bestimmte Reize qualitativ und quantitativ in fein abgestufter Weise reagieren, vielmehr müssen auch Zellen jener Zentren in bestimmter Art abgestimmt sein, die bestimmte Empfindungen vermitteln. Es ist denkbar, daß noch Anklänge an frühere gemeinsame Funktionen der beiden Arten von Sinnesepithelien vorhanden sind. Es ist leicht möglich, daß es nicht richtig ist, von rudimentären Funktionen zu sprechen, indem vielleicht ein qualitativ gleiches oder doch verwandtes Reagieren von Stäbchen- oder Zapfenzellen für den Sehvorgang von größter Bedeutung ist. Es kommt in dem sehr stark herabgesetzten Mitwirken der Zapfenzellen bei der Dunkeladaptation höchst wahrscheinlich der Umstand zum Ausdruck, daß das Sinnesepithel der Netzhaut immer in Tätigkeit ist. Es werden Gleichgewichte gestört und wieder hergestellt und wieder verändert. Vor allem dürfte die Zusammenarbeit des Stäbchen- und Zapfenapparates beim Übergang vom Dämmerungssehen zum Sehen in der Helle von größter Bedeutung sein. Er vollzieht sich in der Regel allmählich. Gehen wir von der Helleinstellung zur Dunkeleinstellung über, dann tritt die Funktion der Zapfen mehr und mehr zurück und diejenige der Stäbchen tritt in den Vordergrund, umgekehrt lösen die Zapfen die Stäbchen dann zum größten Teil ab, wenn der Dunkeladaptation die Helladaptation folgt. Keine Sinnesepithelart wird in den beiden Anpassungszuständen ganz außer Funktion gesetzt[1]).

Wir haben schon S. 95 erfahren, daß die Lichtstrahlen nicht nur in dem Sinne wirksam sind, daß sie den Sehvorgang als solchen energetisch vermitteln, vielmehr entfalten sie noch mancherlei diesen beeinflussende Erscheinungen. Es werden Reflexe ausgelöst. Es sei an die Einstellung der Iris auf Lichteinfall erinnert und an die Inanspruchnahme der Augenlider bei besonders starker Belichtung (Zukneifen der Lider). Ferner sei nochmals auf die so wichtige Anpassung des Erregungszustandes des Sinnesepithels der Retina an den Lichteinfall hingewiesen.

Erwähnt sei noch, daß der Versuch unternommen worden ist, eine besondere Funktion des Stäbchen- und Zapfenapparates an Hand des Verlaufes der S. 144 geschilderten Aktionsströme zu erweisen, jedoch vermögen die zurzeit vorliegenden Versuche keine eindeutige Stellungnahme zu begründen[2]).

Kehren wir nunmehr zum Ausgangspunkt unserer Besprechung der besonderen Funktionen der Stäbchen- und Zapfenzellen zurück. Wir versuchten der Lichtenergie auf dem Wege ihrer Verwandlungen zu folgen und stießen dabei auf die Idee, es könnte ein Absorptionsvorgang, der vielleicht spezifischer Natur ist, die erste Beziehung zwischen jener und derjenigen Energieform vermitteln, die weiterhin den Zustand der Erregung bedingt oder vielleicht richtiger ausgedrückt, es ist die Absorption als solche die erste Energieverwandlung. Man hat an Stelle von photochemischen Reaktionen von optochemischen gesprochen. Während nun die S. 141 erwähnte enge Beziehung zwischen jenen Strahlungen die vom Sehpurpur absorbiert werden und ihrem Bleichungswert und der Helligkeitsverteilung

[1]) Vgl. über Unterschiede in der Funktion der Zapfen- und Stäbchensehzellen auch *Henri Piéron:* C. r. de l'acad. des sc. **180**. 462 (1925). — [2]) Vgl. hierzu insbesondere *Piper:* Zentralbl. f. Physiol. **24**. 1041 (1910); Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 85 (1911). — *L. Tirala:* Ebenda. 121 (1917).

im lichtschwachen Spektrum ganz besonders eindringlich auf ein Zusammenwirken eines photochemischen Vorganges mit jenem Prozeß hinweist, der den Zustand der Erregung auslöst, so fehlt für die Erklärung des gleichen Vorganges bei den Zapfenzellen die Analogie. Diesen fehlt ein bestimmter Farbstoff. Es ist die Annahme gemacht worden, es finde sich in ihnen ein „Sehstoff", der Strahlen bestimmter Art absorbiere — es ist z. B. an einen Farbstoff in so großer Verdünnung bzw. so feiner Verteilung gedacht worden, daß er bisher der Beobachtung entgangen sei — und dann gleichfalls photochemische Vorgänge bedinge. Es ist ferner mit der Möglichkeit gerechnet worden, daß das Pigment der Pigmentzellen der Netzhaut zunächst das es treffende Licht aufnehme und dann von da aus ein Einfluß auf die Zapfenzellen entfaltet werde[1]) (man dachte sogar an Elektronenwirkung!). Wir können einstweilen alle diese Theorien unberücksichtigt lassen, denn sie entbehren zurzeit einer experimentellen Unterlage[2]). Wir müssen offen gestehen, daß uns insbesondere die Beziehung der Lichtenergie zum Erregungsvorgang in den Zapfenzellen noch vollkommen verborgen ist.

Während die Stäbchenzellen nur farblose Empfindungen zu vermitteln imstande sind, haben wir bei den Zapfenzellen außerdem die Möglichkeit der Auslösung farbiger. Dieser letztere Vorgang hat naturgemäß von jeher das Interesse der Forscher in hohem Maße geweckt. Wir stehen einerseits vor der Tatsache, daß eine außerordentlich hohe Zahl von verschiedenen Farbenempfindungen möglich ist — man spricht von etwa einer Million —, und andererseits sind wir von zwei Gesichtspunkten aus auf die Feststellung gestoßen, daß sie alle durch quantitativ verschiedene Mischung einiger weniger Farbentöne sich auslösen lassen. Auf der einen Seite lernten wir die vier Urfarben Rot und Grün, Gelb und Blau kennen, wozu dann noch Schwarz und Weiß kommen, und auf der anderen Seite stießen wir auf die wichtige Wahrnehmung, daß drei Spektralfarben, nämlich Rot, Grün und Violett, ausreichen, um das Zustandekommen aller nur möglichen Farbenempfindungen verständlich zu machen. Auf dieser Grundlage, die im Laufe der Zeit vielfach modifiziert worden ist, bauen sich die Theorien der Lichtempfindungen auf, und zwar sind neben den Farbenempfindungen auch die farblosen eingeschlossen.

Wir wollen an dieser Stelle diejenigen beiden Theorien des Sehvorganges kurz besprechen, die das Fundament für alle weiteren Anschauungen bilden. Der Umstand, daß wir zwei Ansichten anführen und hinzufügen können, daß es mehrere, zum Teil zwischen beiden vermittelnde Theorien gibt, besagt ohne weiteres, daß es zurzeit noch keine Anschauung über die der Lichtempfindung zugrunde liegenden Vorgänge gibt, die all den so mannigfaltigen Erscheinungen des Lichtsinnes und der Lichtempfindungen gerecht wird.

Beginnen wir mit der älteren der beiden Haupttheorien! Sie stützt sich auf die oben erwähnte Feststellung, wonach die Möglichkeit besteht,

---

[1]) Vgl. über die Theorien der Energieumwandlung in der Netzhaut: *O. Zoth:* Ergebnisse der Physiologie *(Asher-Spiro).* **22.** 345 (1923). — [2]) *J. Schornstein:* Z. f. Sinnesphysiol. **42.** 124 (1907). — *J. Joly:* Proceed. of the royal soc. London. B. **92.** 219 (1921). — *F. Schanz:* Z. f. Sinnesphysiol. **54.** 93 (1922); Z. f. Augenheilkd. **47.** 351 (1922). — Vgl. hierzu auch *A. Brossa* und *A. Kohlrausch:* Zentralbl. f. Physiol. **27.** 725 (1913); **28.** 126 (1914). — Vgl. weiterhin *Weigert: Pflüger*s Arch. **190.** 177 (1921).

durch Mischung von Rot, Grün und Violett in geeignetem Mengenverhältnis Weiß zu erhalten und ferner durch entsprechendes Zusammenwirken der genannten Farbentöne alle in Frage kommenden Farbenempfindungen auszulösen. Beim Aufbau der Theorie, die von *Thomas Young*[1]) entwickelt und von *H. v. Helmholtz*[2]) weiter ausgebaut worden ist, wurde darnach getrachtet, dem Gesetz der spezifischen Sinnesenergien (vgl. hierzu S. 9) gerecht zu werden. Dementsprechend wurde angenommen, daß für die durch jede einzelne der genannten Strahlenarten hervorgerufene Erregung eine besondere Bahn vorhanden sei, die in Beziehung zu je einer bestimmten Stelle im Empfindungszentrum stehe. Die ihm angehörenden Zellen sind für die Qualität der Empfindung allein maßgebend. Entsprechend den besonderen Bahnen müssen auch besondere Reizempfangsstellen angenommen werden, d. h. Elemente, die durch die genannten Strahlenarten in spezifischer Weise in Erregung versetzt werden. Mit der eben erwähnten Annahme läßt sich der Befund der Entstehung aller möglichen Farbenempfindungen aus drei Grundempfindungen nicht ohne weiteres in Einklang bringen. Es muß vielmehr noch hinzugefügt werden, daß objektiv homogenes Licht je nach seiner Wellenlänge jede der erwähnten drei Arten von Netzhautelementen erregt, jedoch in verschiedenem Ausmaße. Es sei gleich hier eingeflochten, daß es durchaus nicht erforderlich ist, drei sich in ihrer Struktur irgendwie unterscheidende Zapfenzellen anzunehmen, vielmehr besteht ganz allgemein die Möglichkeit der Beeinflussung von drei verschiedenen Vorgängen in der Netzhaut, die zu den Empfindungen Rot, Grün oder Violett führen. Diese allgemeinere Auffassung der sogenannten Dreifarben- bzw. Dreikomponententheorie läßt das Wesen des ganzen, noch unbekannten Vorganges offen. Man kann sich z. B. vorstellen, daß bestimmte Substanzen z. B. in den Zapfenzellen vorhanden sind, die unter dem Einfluß bestimmter Strahlenarten eine bestimmte Veränderung erleiden, sei es, daß gewisse Verbindungen in ihrer Struktur verändert werden, sei es, daß physikalisch-chemische Umstellungen (z. B. in Gestalt von Verschiebungen von Ionengleichgewichten erfolgen, womit Zustandsänderungen kolloider Teilchen verknüpft sein können) zutage treten, kurz und gut, es wird ein Vorgang ganz bestimmter Art ausgelöst, der im Empfindungszentrum einen korrespondierenden Prozeß zur Folge hat. Die Vermittlung zwischen peripherer und zentraler Stelle übernimmt die Nervenbahn.

Gehen wir von der Vorstellung aus, daß jenes Substrat, das besonders stark durch langwellige Strahlen verändert wird, in geringerem Grade auch dem Einfluß von grünem und violettem Licht ausgesetzt ist, und ferner ein anderes Produkt maximal von grünem und zugleich in abgeschwächtem Maße von rotem und violettem Licht verändert wird, und endlich die kurzwelligen Strahlen ganz besonders intensiv auf ein Substrat einwirken, das zugleich in geringerem Maße durch rote und grüne Lichter eine Veränderung erfährt, dann vermögen wir abzuleiten, auf welche Art und Weise bestimmte Farbenempfindungen zustande kommen. In Tafel X, Abb. 4, ist der Versuch unternommen, die spezifische Beeinflussung jedes der drei angenommenen Substrate (bzw. von drei bestimmten Vorgängen)

---

[1]) *Thomas Young:* Lectures on natural philosophy. London 1807. — [2]) *H. v. Helmholtz:* Arch. f. Anat. u. Physiol. 46. (1852); *Poggendorff*s Annalen. 87. 45 (1852).

und die gleichzeitige geringere Einwirkung der beiden anderen Strahlenarten schematisch zur Darstellung zu bringen. Auf der horizontalen Linie sind die Spektralfarben in ihrer natürlichen Reihenfolge aufgetragen. Die Rot-, Grün- und Violettkurven deuten die Stärke der Beeinflussung der fraglichen drei Substrate bzw. Vorgänge in der Netzhaut an. Sie ist durch die Ordinatenhöhe in der Abbildung gekennzeichnet.

Es läßt sich nun an Hand des in Tafel X, Abb. 4, dargestellten Schemas das Folgende ableiten. Das einfache Rot beeinflußt am stärksten jenen Vorgang bzw. jenes Substrat, dessen Veränderung zentral die Empfindung Rot auslöst. Gleichzeitig kommt es auch zur Einwirkung auf jene Vorgänge, welche die Grün- und Violettempfindung bedingen. Das einfache Gelb wirkt ziemlich stark auf die die Rot- und Grünempfindung vermittelnden Vorgänge und schwach auf jene ein, die Violettempfindung im Gefolge haben. Es läßt sich diese Vorstellung sehr schön aus dem erwähnten Schema ablesen, indem man feststellt, welche Anteile der drei Kurven auf die in Gelb errichtete Ordinate entfallen. Es läßt sich nun in der gleichen Weise für jeden einzelnen Farbenton ein Zusammenwirken der drei Grundempfindungen ableiten, wobei das Endergebnis, nämlich eine bestimmte Qualität der Empfindung, von der Summe der ausgelösten Einzelveränderungen abhängig ist. Nehmen wir einfaches Grün! Stark beeinflußt ist jener Vorgang, der mit Grünempfindung verknüpft ist. Viel schwächer kommt die Beeinflussung der beiden anderen Vorgänge zur Geltung. Das Ergebnis der Gesamtheit der in der Netzhaut ausgelösten Erscheinungen ist Grünempfindung. Wirkt reines blaues Licht auf die Netzhaut ein, dann kommt es zu ziemlich starken Veränderungen jener Prozesse, die mit Grün- und Violettempfindung verknüpft sind, schwach wird dagegen der mit Rotempfindung verkuppelte Netzhautvorgang beeinflußt. Der Erfolg dieser Konstellation des Zusammenklingens abgestufter Intensitäten bestimmter Einwirkungen auf bestimmte Stellen des Lichtempfindungszentrums ist die Empfindung Blau. Reine violette Strahlen wirken stark auf jenen Vorgang ein, der Violettempfindung vermittelt. Die Beeinflussung der beiden anderen Vorgänge tritt stark zurück.

Kommt es zu einer entsprechend abgestuften Beeinflussung der Rot-, Grün- und Violettempfindung auslösenden Vorgänge in der Netzhaut, dann entsteht die Empfindung Weiß. Andererseits löst weißes Licht die erwähnten drei Prozesse in entsprechendem Ausmaße aus und bewirkt im zentralen Vorgang wiederum die Empfindung Weiß. Ferner hat der Umstand, daß jede Strahlenart stets in bestimmt abgestufter Weise alle drei erwähnten Vorgänge beeinflußt und dementsprechend zentrale Wirkungen entfaltet, zur Folge, daß jeder einzelne Farbenton in mehr oder weniger starkem Maße ungesättigt ist. Wir haben dieser Erscheinung bereits bei der Besprechung des simultanen Kontrastes (S. 168) gedacht und bemerkt, daß er es ist, der zu Farbenempfindungen von einem höheren Grade der Sättigung führt, als sie selbst den Spektralfarben eigen ist.

Wir können von der erwähnten Vorstellung des abgestuften Zusammenwirkens von drei Grundempfindungen aus, die in ihrer Synthese zu einer bestimmten Farbenempfindung oder auch zu einer farblosen Empfindung führen, wobei es zu einem in gewissem Sinne fertigen Endergebnis ohne eine Möglichkeit der Analyse kommt, manche Erscheinungen auf

dem Gebiete der Lichtempfindungen erklären. Es ergeben sich jedoch in mancher Hinsicht Schwierigkeiten. Angepaßt ist die Theorie zunächst an die Möglichkeit, alle Farbenempfindungen aus drei Grundempfindungen heraus zu erklären. Hierzu ist noch zu bemerken, daß die Farben Rot, Grün und Violett aus Zweckmäßigkeitsgründen gewählt worden sind. Man könnte auch andere bestimmen. Es muß nur die Bedingung erfüllt sein, daß von ihnen aus einmal Weißempfindung ausgelöst werden kann, und ferner alle in Betracht kommenden Farbenempfindungen möglich sind.

Als Prüfstein für die Fähigkeit einer Anschauung, bestimmte Erscheinungen auf dem Gebiete der Lichtempfindung zu erklären, kommen in erster Linie jene eigenartigen Phänomene in Betracht, die wir unter der Bezeichnung des sukzessiven und des simultanen Kontrastes kennen gelernt haben. Für die erstere Erscheinung wird ein Versagen (wir möchten den Ausdruck Ermüdung, der sonst gebräuchlich ist, vermeiden, weil mit ihm unwillkürlich Vorstellungen verknüpft sind, die in Zusammenhang mit Ermüdungsvorgängen in Muskeln usw. stehen) des zunächst im Vordergrund stehenden Vorganges angenommen. Betrachten wir ein rotes Objekt, dann wäre anzunehmen, daß entsprechend den vorhergehenden Darlegungen im wesentlichen jene Substrate bzw. Vorgänge eine Veränderung erleiden, die zur Rotempfindung führen. Fallen diese aus — sei es, daß peripher oder zentral ein bestimmter Prozeß aus irgend einem Grunde gehemmt wird, sei es, daß jenes in Frage kommende Substrat, das mit Vorgängen verknüpft war, welche die Empfindung Rot im Gefolge hatten, so weit verändert ist, daß es peripher nicht mehr erregend wirken oder zentral den Vorgang der Empfindung nicht mehr unterhalten kann —, dann verbleiben nur noch die beiden übrigen Grundempfindungen, nämlich Grün und Violett. Ihr Zusammenklingen hat im genannten Beispiel die Empfindung Grünlichblau zur Folge.

Läßt sich somit der Sukzessivkontrast, d. h. das negative Nachbild mit Hilfe der Theorie von *Young-Helmholtz* erklären, so ist das beim Simultankontrast nicht der Fall. Infolgedessen mußte zu Erklärungen gegriffen werden, die auf dem Gebiete des Psychischen liegen. Man dachte an Urteilstäuschung und dergleichen.

Ein weiterer Prüfstein für Theorien, die den Erscheinungen des Lichtsinnes und der Lichtempfindung gerecht werden wollen, bilden die Fälle von Schwäche der Farbenempfindung und vor allem jene, bei denen diese teilweise oder ganz aufgehoben ist. Der letztere Fall, die vollständige Farbenblindheit, läßt sich aus naheliegenden Gründen von jeder Theorie aus erklären. Keine Strahlenart bestimmter Wellenlänge vermag in diesem Falle eine qualitativ besondere Lichtempfindung auszulösen. Es fehlen entweder in der Peripherie die Grundlagen zu ihrem Zustandekommen, oder aber es fallen im Empfindungszentrum jene Anteile, die nach erfolgter entsprechender Erregung mit Farbenempfindungen bestimmter Art antworten, aus. Die von uns bereits S. 164 erwähnten Fälle von teilweiser sog. Farbenblindheit werden im Anschluß an die Theorie von *Young-Helmholtz* durch die Annahme erklärt, daß die eine oder andere der drei Grundempfindungen in Wegfall komme. Es läßt sich diese Vorstellung am einfachsten an Hand des in Tafel X, Abb. 4, dargestellten Schemas verständlich machen. Man stelle sich vor, daß z. B. die rote Kurve in Wegfall kommt. Es würde dann in jedem Falle das Mitwirken der Rotempfindung bei der Synthese einer bestimmten Farbenempfindung fehlen. Wir hätten es nur mit Prozessen

zu tun, die in von Fall zu Fall verschieden abgestufter Weise Grün- und Violettempfindung veranlassen. Genau ebenso ist der Ausfall der Grün- und ferner der Violettempfindung zu beurteilen. Die Erfahrung hat gezeigt, daß es Fälle von sog. Farbenblindheit gibt, die in Einklang mit der erwähnten Theorie stehen, während andere sich in ihren Folgeerscheinungen nicht befriedigend von ihr aus verstehen lassen.

Die zweite Haupttheorie der Lichtempfindungen hat *Ewald Hering*[1]) entwickelt. Ihre Grundlagen haben wir zum Teil schon S. 180 besprochen. *Hering* versucht die den Lichtempfindungen zugrundeliegenden Vorgänge von allgemeineren Gesichtspunkten aus zu erfassen und sie in den Rahmen allgemeinen Geschehens in allen Zellarten hineinzustellen. Im Zellstoffwechsel vollziehen sich Abbau- und Aufbauvorgänge — Dissimilation und Assimilation genannt. Ein bestimmtes Produkt wird in seine Anteile zerlegt, oder es werden bestimmte seiner Gruppen verändert. Umgekehrt erfolgt höchstwahrscheinlich größtenteils über die gleichen Zwischenverbindungen der Aufbau bzw. die Rückbildung verwandelter Einzelgruppen von bestimmten Verbindungen. In der Netzhaut bzw. im Sinnesepithel sollen nun Substanzen — Sehsubstanzen[2]) — vorhanden sein, die unter bestimmten Bedingungen zum Abbau kommen und auch wieder aufgebaut werden. Mit diesen Vorgängen in der Peripherie sind nun bestimmte zentrale Prozesse verknüpft, die zu bestimmten Empfindungen führen. Wir hätten zunächst eine Weiß-schwarzsubstanz zu unterscheiden, bei deren Abbau die Empfindung Weiß ausgelöst wird, während ihre Synthese zu jener von Schwarz führt. Das Zusammenklingen beider Vorgänge bewirkt je nach dem Verhältnis des einen Prozesses zum andern die verschiedenen Abstufungen von Grau. Es sei gleich hier angefügt, daß entsprechende Vorgänge auch im Empfindungszentrum vorhanden sein können. Ferner sei hervorgehoben, daß *Hering* annimmt, daß die Weiß-schwarzsubstanz unausgesetzt in mehr oder weniger großem Umfange in Veränderung begriffen ist. Mit dieser Annahme wird einer Frage, die wir bereits S. 122 kurz erörtert haben, eine bestimmte Antwort zu teil, nämlich jener, ob wir im Auge in seiner Eigenschaft als Sinnesorgan einen Ruhezustand unterscheiden können oder nicht. Wir können dieses Problem auch so fassen, daß wir uns fragen, ob die Empfindung Schwarz etwas Aktives oder Passives bedeutet. Die *Hering*sche Theorie nimmt das erstere an. Wir erkennen ferner, daß auch von ihr aus die Erscheinung des mehr oder weniger großen Ungesättigtseins der Farbentöne eine Erklärung findet. Jeder in der Netzhaut sich vollziehende Vorgang ist von solchen begleitet, die sich an der Weiß-schwarzsubstanz vollziehen. Ihrem Abbau an der einen Stelle steht der Aufbau an einer anderen gegenüber. Ein Vorgang zieht den andern nach sich.

Bei den Zapfenzellen müssen wir außer der Weiß-schwarzsubstanz noch Sehsubstanzen annehmen, die Farbenempfindungen vermitteln. Es sind dies die schon S. 180 erwähnten Urrot-urgrün- und Urgelb-urblausubstanzen[3]). Der Abbau der ersteren bedingt Rotempfindung, während ihr Aufbau Grünempfindung hervorruft. Kommt die Urgelb-urblausubstanz zur Dissimilation, dann wird Gelbempfindung ausgelöst, während die Empfin-

[1]) *E. Hering:* Sitzungsber. d. Akad. Wien, math.-naturwiss. Kl. **69**. (3). 179 (1874); **70**. (3). 169 (1874); **98**. (3). 70 (1889); Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. l. c. — [2]) Sie sind nicht identisch mit dem Sehpurpur! — [3]) Die Qualitäten der Urfarben sind nach *Hering* mit denen der Spektralfarben nicht identisch.

dung Blau einem Assimilationsvorgang in der genannten Sehsubstanz entspricht. Die erwähnten beiden Sehsubstanzen verhalten sich insofern anders als die Weiß-schwarzsubstanz, als zur Einleitung und zur Fortführung von Veränderungen die Einwirkung von Lichtstrahlen bestimmter Wellenlänge erforderlich ist. Es vollziehen sich diese jedoch nicht nur an den von Lichtstrahlen unmittelbar betroffenen Netzhautstellen, vielmehr zugleich auch in der Nachbarschaft[1]). Der Abbau einer Sehsubstanz an einer Stelle der Netzhaut ruft ihren Aufbau an einer anderen hervor. Von dieser Grundlage aus wird der Simultankontrast erklärt. Er beruht auf Vorgängen der genannten Art. Die negativen Nachbilder werden vom Gesichtspunkt der Ablösung des einen an einer bestimmten Sehsubstanzart sich vollziehenden Prozesses durch den gegensätzlichen verständlich. Betrachten wir ein rotes Objekt, dann kommt es an der belichteten Netzhautstelle zu einem Abbau der Rot-grünsubstanz. Ihr Aufbau bedingt das Auftreten der zu Rot komplementären Farbenempfindung. In den Rahmen dieser Vorstellung paßt sehr gut die Beobachtung hinein, wonach die Dauer des Nachbildes mit wachsender Vorlage- und zugleich Netzhautbildgröße zunimmt (vgl. hierzu auch S. 175). Es ist offenbar dann, wenn eine größere Netzhautfläche im Sinne eines bestimmten Vorganges beeinflußt wird, längere Zeit erforderlich, bis der Gegenprozeß zum Ablauf kommt, als wenn weniger von Sehsubstanzen der Umsetzung unterlegen haben.

Die Empfindung Weiß entsteht, wenn Strahlen auf die Retina einwirken, die entweder im geeigneten Verhältnis die Rot-Grünsubstanz bzw. die Gelb-blausubstanz sowohl im Sinne eines Abbaues als auch in dem eines Aufbaues oder aber beide der genannten Sehsubstanzen zugleich beeinflussen. In allen diesen Fällen kommt es von den genannten Sehsubstanzen aus zu keiner Auslösung einer Empfindung, dafür macht sich die Wirkung der durch sämtliche Strahlen beeinflußbaren Weiß-schwarzsubstanz geltend. Die Folge ist, da jene den Abbau fördern, Weißempfindung. Von diesem Gesichtspunkte aus ist die Bezeichnung Komplementärfarben unrichtig, denn es kommt ja nicht zu einer Ergänzung der betreffenden Farbenempfindungen zu Weiß, vielmehr schließen sie sich in ihrer Wirkung auf das Lichtempfindungszentrum aus. Ein Erfolg ist nur möglich, wenn einer der beiden Vorgänge — nämlich die Assimilation oder die Dissimilation — überwiegt. Man spricht deshalb vom Boden der *Hering*schen Theorie aus von antagonistischen Lichtarten und bezeichnet sie selbst als Theorie der Gegenfarben.

Hinzuzufügen ist noch, daß zwar jede Strahlenart Einfluß auf die Weiß-schwarzsubstanz hat, jedoch in verschieden ausgesprochenem Maße. Die kleinste Wirkung auf ihren Abbau haben das rote und gelbrote Licht. Am bedeutendsten ist der Einfluß des grünen und wieder kleiner derjenige des blauen und violetten Lichtes des Sonnenspektrums.

Die einzelnen Farbenempfindungen, wie z. B. Orange, erklären sich durch das Zusammenwirken der entsprechenden Vorgänge an den erwähnten Sehsubstanzen. Bei Orange haben wir einerseits einen Abbauvorgang an der Rot-grünsubstanz und einen solchen an der Gelb-blausubstanz. *Hering* bringt weiterhin zum Ausdruck, daß die einzelnen Sehsubstanzen in ihrem Verhalten (Assimilation oder Dissimilation) nicht nur von der Intensität

[1]) Vgl. hierzu z. B. *C. Hess: Pflügers* Arch. **179**. 50 (1920).

des Reizes abhängig sind, vielmehr spielt der ganze Zustand des in Frage kommenden Substrates — das gerade vorhandene Milieu — eine sehr große Rolle. Wir haben S. 179 von der Umstimmung der Netzhaut gesprochen. Es kann deshalb ein und dasselbe objektive Lichtgemisch heller oder dunkler, farbig oder farblos erscheinen.

Wir haben bereits darauf hingewiesen, daß von der *Hering*schen Anschauung aus, die Kontrasterscheinungen gut erklärbar sind, dagegen ergeben sich große Schwierigkeiten bei dem Versuche, die Rot- und Grünblindheit in Einklang mit ihr zu bringen. Wir können uns wohl einen Ausfall der Rot-grünsubstanz oder der Gelb-blausubstanz denken, und von ihm aus Rot-grün- und Gelb-blau-Blindheit verstehen, dagegen fällt es schwer, sich vorzustellen, daß die Rot-Grünsubstanz zugegen ist und auf bestimmte Reize (grünes Licht) mit Aufbau antwortet, jedoch auf rotes Licht nicht reagiert und der Abbauvorgang ausfällt. Freilich könnte man, da ja schließlich nicht die peripheren Vorgänge für das Zustandekommen der Empfindungen allein ausschlaggebend sind, es vielmehr auf die zentralen ankommt, daran denken, daß die hypothetischen Sehsubstanzen auch bei den Farbenblinden zugegen sind, und auf bestimmte Reize in gewohnter Weise mit Abbau- oder Aufbauvorgängen antworten, daß jedoch der zentrale Vorgang teilweise gestört ist und z. B. der Abbauvorgang der Rotgrünsubstanz im Zentrum kein entsprechendes Echo findet. Es ist jedoch immer mißlich, wenn zur Aufrechterhaltung einer Anschauung Hilfshypothesen notwendig werden, und so auf dem an und für sich immer etwas schwankenden Grund eines Hypothesengebäudes weitere Belastungen vorgenommen werden.

Die Vorstellung von einander bedingenden Abbau- und Aufbauvorgängen, sei es nun in der Netzhaut oder im Empfindungszentrum oder aber an einer zwischen Peripherie und Zentrum liegenden Zwischenstation, hat etwas Bestechendes für sich, sie bedarf jedoch mancherlei Ergänzungen. Ab- und Aufbauvorgänge im Gebiete der Sehsubstanzen und ihre Neubildung müssen regelnden Einflüssen unterstehen. Es gilt dies insbesondere auch von jenen Vorgängen, die fern von den direkt durch Lichteinfall gereizten Netzhautstellen ablaufen. Es spielen ganz offenbar bei den mit dem Sehvorgang verknüpften Vorgängen Hemmungen[1]) und Förderungen eine bedeutungsvolle Rolle. Vielleicht sind es diese, die jene Zustandsänderungen bedingen und in feinster Weise abstufen, die wir Anpassungsvorgänge und Umstimmungen nennen[2]). Es ist leicht möglich, daß hierbei die Verschiebung von Ionengleichgewichten eine regelnde Rolle spielen. Bestimmte Lichtstrahlen beeinflussen vielleicht ganz bestimmte Zustandsgleichgewichte im Sinne einer Verschiebung in bestimmter Richtung. Es ist nicht notwendig, sich streng an die Vorstellung einer Dissimilation und einer Assimilation zu halten, vielmehr wird man versuchen müssen,

[1]) *G. E. Müller* stellt sich vor, daß die Tätigkeit der Zapfenzellen bei Helladaptation die Sehpurpurbildung hemmt. Ferner hat *Karl v. Liebermann* die Ansicht ausgesprochen, daß diejenige des Stäbchenapparates einen hemmenden Einfluß auf den Zapfenapparat ausübt. In beiden Fällen würde somit das Zurücktreten bzw. Ausfallen der Funktion der einen Sehzellenart durch eine Hemmung bedingt sein. Vgl. hierzu *G. E. Müller:* Darstellung und Erklärung der verschiedenen Typen der Farbenblindheit. Vandenhoeck und Ruprecht, Göttingen 1924. — [2]) Vgl. hierzu Versuche, die Umstimmung der Retina in Beziehung zum parasympathischen und sympathischen Nervensystem zu bringen, bei *W. R. Hess:* Klin. Monatsbl. f. Augenh. **75**. 295 (1925). — *W. R. Hess* u. *F. E. Lehmann: Pflüger*s Arch. **211**. 603 (1925). — Vgl. auch *E. P. Fischer:* Arch. f. Augenh. **96**. 97. (1925).

die beiden hier angeführten Anschauungen — *Young, Helmholtz* und *E. Hering* —, die übrigens manche gemeinsame Züge tragen, unter Berücksichtigung neuer Erkenntnisse des Zellgeschehens fort zu entwickeln, bis es dereinst möglich sein wird, sie durch Tatsachen weitgehend oder auch ganz abzulösen[1]).

Wir müssen stets des Umstandes eingedenk sein, daß die Empfindungen ausschließlich auf zentrale Vorgänge zurückzuführen sind. Ihnen entsprechen ohne jeden Zweifel bestimmte objektive Prozesse. Der adäquate Reiz löst in der Netzhaut bestimmte Vorgänge aus, die zwangsläufig zu einer qualitativ und quantitativ festgelegten Empfindung führen. Maßgebend ist dabei einerseits die Intensität und Qualität des Reizes. Dazu kommt dann — den Erfolg modifizierend — der Zustand, in dem der Reizaufnahmeapparat sich befindet. Dieser selbst ist abhängig von vorausgegangenen Reizen, und zwar nicht nur von solchen, welche die gleiche Netzhautstelle getroffen haben, die eben jetzt belichtet ist — ja es machen sich sogar Einflüsse geltend, die von der Netzhaut des anderen Auges ausgehen und über zentrale Anteile des ganzen Sehsystems zur Auswirkung kommen[2]). Von Einfluß sind ferner ohne jeden Zweifel Vorgänge, die sich zur gleichen Zeit in anderen Anteilen der Netzhaut als jenen, die unmittelbar vom Lichtreiz getroffen sind, abspielen. Schließlich muß die Erregung nun noch ein recht weites Gebiet durchlaufen, bevor sie jene Elemente trifft, deren Zustandsänderung im Empfindungszentrum zu einem Vorgang führt, der uns als Empfindung zum Bewußtsein kommt[3]). Wir haben seinerzeit erfahren, daß die Sehzellen in Beziehung zu Ganglienzellen der Retina stehen. Mehrere Zellen der ersten Art sind vielfach mit einer Nervenzelle verbunden. Was diese Vorlagerung einer ganzen „Hirnrindenschicht" in das Auge zu bedeuten hat, wissen wir nicht. Es ist naheliegend, im Ganglienzellenapparat einen Regulator zu erblicken, der bei den allgemeinen Anpassungsvorgängen, bei den Umstimmungen und vor allem auch bei der Regelung der Sehsubstanz- und Sehpurpurbildung vermittelnd

---

[1]) Vgl. weitere Theorien bei: *G. E. Müller:* Z. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane. **10**. 1, 321 (1896); **14**. 1, 161 (1897); Z. f. Sinnesphysiol. **54**. 9, 102 (1923); Darstellung und Erklärung verschiedener Typen der Farbenblindheit. Vanderhoeck und Ruprecht, Göttingen 1924. — *F. Schenk: Pflügers* Arch. **118**. 129 (1907). — *J. Bernstein: Pflügers* Arch. **156**. 265 (1914). — *R. A. Houstoun:* Philosoph. magaz. (6). **38**. 402 (1919). — *P. Lasareff:* Ionentheorie der Reizung. Bircher, Bern-Leipzig 1913. — *N. T. Fedorow: Pflügers* Arch. **202**. 429 (1924). — *H. Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **43**. 165 (1923). — Vgl. auch *H. Goldmann: Pflügers* Arch. **194**. 490 (1922). — *Franz Exner:* Sitzungsberichte d. Akademie d. Wissensch. Wien, math.-naturw. Kl. Abt. II c. **131**. 615 (1922). — *Franz Aigner:* Sitzungsberichte d. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-naturw. Kl. II a, **131**. 299 (1922). — *J. v. Kries:* Klin. Monatsch. f. Augenheilkunde. **70**. 577 (1923). Vgl. ferner die interessanten Vorstellungen, die *Selig Hecht* über Sehvorgänge entwickelt hat: J. of general physiol. **7**. 235 (1924). — [2]) Vgl. hierzu das S. 176 Mitgeteilte. Vgl. ferner *B. Bocci:* Il polichinico. Roma, Suppl. **2**. 1 (1897). — *E. Baquis:* Ann. di oftalm. **26**. 257 (1897). — *Alb. Mochi:* Z. f. Psychol. und Physiologie der Sinnesorgane. **44**. 81 (1910). — *Frank Allen:* J. of the optical soc. of America and review of scient. instruments. **7**. 583, 913 (1923). — *W. F. Hamilton* u. *H. Laurens*: Americ. j. of physiol. **65**. 569 (1923). — *A. D. Bush* u. *R. S. Mc. Cradie:* Americ. j. of physiol. **68**. 103 (1924). — *E. Gellhorn: Pflügers* Arch. **210**. 477 (1925). — [3]) Von größter Bedeutung sind in dieser Hinsicht Fälle von erworbenen Störungen der Farbenempfindungen nach Erkrankungen von Anteilen des zentripetal von der Retina liegenden Anteils des Sehsystems. Vgl. u. a. *v. Hess:* Arch. f. Ophthalm. **36**. (3). 24 (1890). — *E. Hering:* Ebenda. **36**. (3). 1 (1890). — *Köllner:* Z. f. Psychol. und Physiol. der Sinnesorgane. **44**. 269 (1910). — *J. Stilling:* Ebenda. **44**. 371 (1910).

Abb. 1.

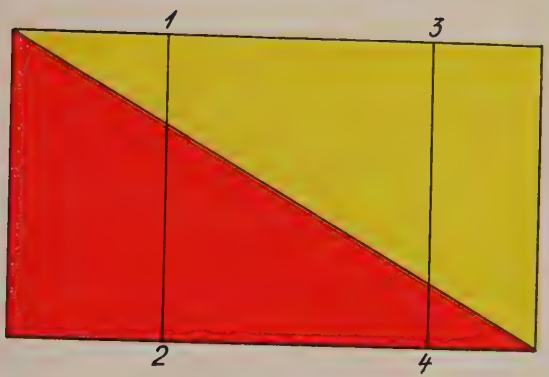


Abb. 3.

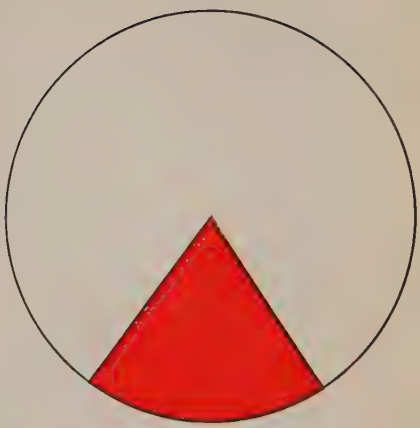


Abb. 2.

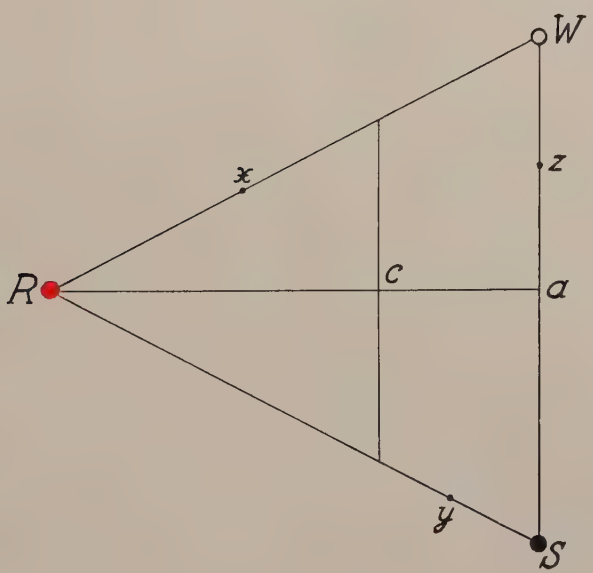
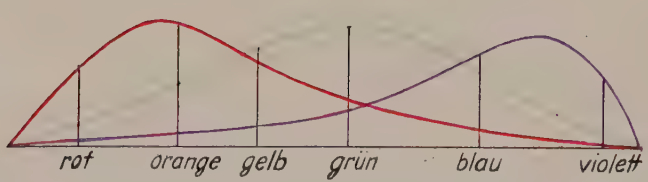


Abb. 4.



eingreift. Trifft schließlich eine bestimmte Art von Erregung im Empfindungszentrum ein, so hängt auch hier der Erfolg ganz und gar vom Zustand der in Frage kommenden Elemente ab. Auch hier haben vorausgegangene Erregungen durch Schaffung bestimmter Zustandsformen Einfluß. Ein Empfindungszentrum wirkt ferner auf das andere ein — enthalten doch beide Großhirnhemisphären je ein solches Zentrum. Beide stehen in Beziehung zu einander.

Wir stehen hier vor den gleichen Problemen, wie wir sie bei der Betrachtung jeder einzelnen Funktion des Organismus antreffen. Wir können z. B. berechnen, welchen Einfluß eine Verminderung der Blutmenge auf den Blutdruck haben muß[1]). Das Ergebnis entspricht dann dem wirklich erhobenen Befunde, wenn sich außer der Menge des Blutes im Kreislaufsystem gar nichts ändert. Das ist nun in der Regel nicht der Fall. Die Folge davon ist, daß anschließend an Ausgleichs- und Anpassungsvorgänge, die selbstregulierend einsetzen, der Blutdruck auf einer gewissen Höhe gehalten wird. Über ein ganz großartiges System von Selbstregulierungseinrichtungen verfügt nun auch der ganze Sehapparat. Es sei in dieser Hinsicht auf die Funktion der Lider, die Bespülung der Hornhaut mit Tränenflüssigkeit, die Einstellungsreaktionen der Iris (erinnert sei hierbei an das Zusammengehen von Konvergenzbewegung der Bulbi mit der Tätigkeit der Irismuskulatur), den Vorgang der Akkommodation und endlich auf jene wohl in ihrer Bedeutung zum großen Teil erkannten, jedoch in ihrem Wesen noch vielfach unaufgeklärten Selbstregulationen, hingewiesen, die den eigentlichen Sehvorgang peripher und zentral begleiten. Bei der Betrachtung des Verhaltens des Blutdruckes, um bei dem gewählten Beispiel zu bleiben, eröffnete erst die Erkenntnis des Zusammenwirkens vieler Teilfunktionen, die alle in den Dienst der Regulation einer ausreichenden Blutversorgung der einzelnen Gewebe gestellt sind, die Möglichkeit, von Fall zu Fall zu beurteilen, weshalb ein Befund zutage tritt, der dem a priori erwarteten nicht entspricht. Beim Lichtsinn und der Lichtempfindung sind wir zur Zeit noch weit von einem auch nur ähnlich tiefen Einblick in das Zusammenwirken aller einzelnen, dem Sehvorgang zugrundeliegenden Teilvorgänge, wie es beim Kreislauf der Fall ist, entfernt. Außerordentlich mannigfaltig sind beim Vorgang des Sehens die Wechselbeziehungen der Einzelprozesse peripherer und zentraler Natur zu einander und mannigfaltig diejenigen Maßnahmen, die der Regelung alles Geschehens, sei es nun im Sinne der Förderung, der Hemmung[2]) oder auch des Ausgleichs, dienen. Wir wissen,

---

[1]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 14. — [2]) Erwähnt sei, daß Beobachtungen über die Beeinflussung der Lichtempfindungen durch bestimmte Stoffe vorliegen. Strychnin soll nach zahlreichen Mitteilungen die Sehschärfe und die Unterschiedsempfindlichkeit für verschiedenfarbiges Licht steigern und endlich die Dunkeladaptation beeinflussen. [Vgl. z. B. *Nagel:* Die Behandlung der Amaurosen und Amblyopien mit Strychnin. Tübingen 1871. — *Horner:* Korrespondenzbl. f. Schweizer Ärzte. 1872. — *Ernst Wölfflin:* Archiv für Ophthalmologie. **65**. 302 (1907). — *V. O. Siven* u. *G. v. Wendt:* Skand. Arch. f. Physiol. **14**. 196 (1903). — *R. Kayser:* Skand. Arch. f. Physiol. **47**. 121 (1926)]; jedoch wird durch neuere exakte Untersuchungen diese Annahme stark in Zweifel gezogen: vgl. *E. Schlagintweit:* Arch. f. experim. Path. u. Pharmak. **95**. 104 (1922). — Feststeht, daß bestimmte Stoffe, so Santonin, bestimmte Farbenempfindungen hervorrufen. Nach Eingabe der genannten Verbindung erscheinen nach etwa einer halben Stunde hell erleuchtete Objekte violett und bald darauf gelb. Es wird angenommen, daß zunächst eine Erregung der die Violettempfindung vermittelnden Elemente eintrete, der dann eine Lähmung folge. Vgl.

daß um Gleichgewichte gekämpft wird. Bald erfolgt eine Verschiebung von solchen in dieser, bald in jener Richtung. Wären uns außer dem Sehpurpur und dem gelben Farbstoff der Macula lutea, dem offenbar die Funktion eines Schutzes der Zapfenzellen vor der Einwirkung kurzwelliger Strahlen zukommt, noch Substanzen oder Vorgänge bestimmter Art eindeutig bekannt, die beim Sehvorgang in bestimmter Richtung Veränderungen erleiden, dann würden wir ohne jeden Zweifel einen sichereren Boden für Erklärungsversuche auf dem Gebiete der Lichtempfindungen zur Verfügung haben. Mit bewundernswertem Scharfsinn haben eine ganze Reihe von Forschern, ich nenne *Young, Helmholtz, Bernstein, v. Kries, Hering, C. Hess* u. A., in der Hauptsache von den stattfindenden Empfindungen ausgehend Anschauungen über das Wesen des Sehvorganges entwickelt, die uns gestatten, die fast unübersehbar große Fülle von Lichtempfindungen in ein System einzuordnen und unter Annahme relativ einfacher Vorgänge zu erfassen. Immer mehr drängt sich das Bestreben in den Vordergrund, möglichst viele objektiv wahrnehmbare, in der Retina sich abspielende Prozesse abzugrenzen und von ihnen aus Rückschlüsse auf zentrales Geschehen zu ziehen. Wir konnten manche nach dieser Richtung strebende Versuche nur streifen, weil sie zwar Triebe zeigen, die zu großen Hoffnungen berechtigen, jedoch noch keine ausgereiften Früchte hervorgebracht haben. Hätten wir bessere Kenntnisse von der Zusammensetzung der am Sehvorgang beteiligten Elemente, dann würden sich sehr wahrscheinlich ganz von selbst Hinweise auf gemeinsame Reaktionsarten peripherer und zentraler Natur ergeben. Vor allem fehlt uns auch noch ein genauer Einblick in die Stoffwechselvorgänge in den Zellen der Retina und der in Frage kommenden Zentren. Endlich sind die Beziehungen zum Blutkreislauf in vieler Hinsicht noch nicht aufgeklärt[1]).

Kries: Arch. f. Augenheilkd. **37**. 252 (1898). — Es erscheinen ferner weiße und gelbe Gegenstände violett, wenn bei erweiterter Pupille die Sonne betrachtet wird (Erythropsie). Vgl. *Purtscher:* Zbl. f. prakt. Augenheilkd. 333 (1881). — *W. Dobrowsky:* Arch. f. Ophthalm. **33**. (2). 213 (1887). — [1]) Vgl. hierzu z. B. *Robert Stigler: Pflügers* Arch. **171**. 296 (1918). — Vgl. insbesondere *U. Ebbecke: Pflügers* Arch. **186**. 200 (1921). — Vgl. auch *E. P. Fischer:* Arch. f. Augenh. **96**. 97 (1925).

Vorlesung 9.

Lichtsinn und Lichtempfindung.

(Fortsetzung.)

Die Sehbahn und die Sehzentren.

Bei der Betrachtung der Funktionen einzelner Zellarten, von Organen und Organsystemen treten zunächst Einzelbeobachtungen in den Vordergrund. Erst nach ihrer Kenntnisnahme läßt sich ein Bild des gesamten Geschehens in all seinen mannigfaltigen Wechselbeziehungen entwerfen. Wir gingen seinerzeit z. B. bei der Besprechung des Kreislaufsystemes von demjenigen Produkt aus, das kreist, nämlich vom Blute. Wir lernten seine Zusammensetzung und seine Eigenschaften kennen und sprachen, ohne den Ort und den Mechanismus der Austauschvorgänge festgestellt zu haben, bereits von der zentralen Funktion des Blutes als Ausgleichsort ungezählter Vorgänge und Funktionen. Auch als wir den Motor für das Kreisen des Blutes besprochen hatten, nämlich die Funktionen des Herzens, entrollte sich vor unseren Augen noch kein klares Bild des Wesens und der Bedeutung des Blutkreislaufes, ja wir erkannten bald, daß selbst die Herztätigkeit — für sich allein betrachtet — noch gar manche Frage offen ließ. Erst, nachdem wir das gesamte Kreislaufsystem mit allen seinen Hilfsapparaten und vor allem seine innige Zusammenarbeit mit der Atmung kennen gelernt hatten, erstand vor unseren Augen ein plastisches Bild des so mannigfaltigen Geschehens beim Blutumlauf. Wir erkannten zahlreiche Wechselbeziehungen zu allen möglichen Vorgängen im Organismus. Vor allem wurde uns klar, daß Herz und Blutgefäßsystem eine Einheit darstellen, und daß letzteres in seinem Verhalten auf das engste mit Vorgängen verknüpft ist, die sich in den einzelnen Organen vollziehen. Wie ein Gemälde in seiner Entstehung viele Stufen durchläuft und zunächst zusammenhanglose Gestaltungen aufweist, die mit der Weiterentwicklung zwar mehr und mehr ahnen lassen, was zur Darstellung kommen soll, jedoch erst dann einen vollendeten Eindruck hinterlassen, wenn das Kunstwerk als Einheit vor uns steht, so ergibt die Arbeit des Forschers zunächst auch nur Einzelbefunde, deren wahre Bedeutung erst klar gestellt wird, wenn es möglich ist, sie in den großen Rahmen der gesamten Geschehnisse im Organismus hineinzustellen und sie mit andersartigen Vorgängen zu einer Einheit zu verknüpfen. Derjenige, der die Aufgabe übernimmt, Forschungsergebnisse zu vermitteln, muß ebenfalls von Einzelbeobachtungen ausgehen. So haben wir zunächst

die Funktionen aller jener Teile des Auges geschildert, die den Strahlengang beeinflussen. Wir haben besondere Einrichtungen kennen gelernt, die den dioptrischen Apparat besonderen Verhältnissen anpassen. Schließlich vermochten wir klar zu erkennen, wie die optischen Einrichtungen zu bewerten sind, und was sie leisten. Wir erfuhren, daß auf der Netzhaut ein mehr oder weniger scharfes, umgekehrtes Bild von Objekten der Außenwelt entworfen wird. Wir haben uns dann mit den Funktionen der Netzhaut beschäftigt. Wir erkannten, daß in dieser mancherlei Vorgänge sich vollziehen, die im Zusammenhang mit dem Lichteinfall stehen und objektiv nachweisbar sind. Wir vermochten jedoch nicht genau zu trennen, was von jenen Vorgängen, die der durch die strahlende Energie verursachten Erregung folgen, in der Retina sich vollzieht, und was in den zugehörigen zentralen Stellen. Wir benützen zur Feststellung der Erfolge von Reizlichtern einen zentralen Vorgang, nämlich die Lichtempfindung! So verknüpfen wir einstweilen vielfach ohne jede Grenze periphere und zentrale Vorgänge. In der Tat stehen sie auch in Wirklichkeit in unmittelbarer Wechselbeziehung.

Die Betrachtung dessen, was wir bis jetzt über den Lichtsinn und die Lichtempfindungen erfahren haben, ergibt ein höchst unvollkommenes Bild des gesamten Sehvorganges. Wir haben wohl von farblosen Lichtern, von Farbenempfindungen, von Helligkeiten usw. gesprochen, jedoch nur gelegentlich der Projektion der Lichtempfindung in die Außenwelt — z. B. bei der Besprechung des Ortsinnes der Netzhaut und der Sehschärfe (vgl. S. 131) — gedacht. Unsere Erfahrung zeigt, daß wir farblose und farbige Eindrücke nicht für sich isoliert erhalten, vielmehr sehen wir Objekte, die eine bestimmte Ausdehnung, eine bestimmte Gestalt, eine bestimmte Farbe usw. besitzen, und die sich an einem bestimmten Ort der Außenwelt befinden, d. h. wir empfinden nicht nur die von uns geschilderten Eigenschaften von Objekten, vielmehr gesellt sich unmittelbar eine Raumvorstellung dazu. Das Auge steht nicht nur im Dienste des Lichtsinnes und der Auslösung von Lichtempfindungen, vielmehr kommt ihm eine überragende Bedeutung als ein Organ des Raumsinnes zu. Es werden von ihm aus Raumempfindungen vermittelt. Auch in dieser bedeutungsvollen Funktion haben wir einerseits periphere Funktionen und andererseits zentrale zu unterscheiden. Wir werden später erfahren, daß uns Raumvorstellungen nicht nur durch das Auge übermittelt werden, jedoch ist seine Bedeutung bei ihrer Bildung ganz besonders groß. Licht- und Raumsinn und Licht- und Raumempfindung sind auf das engste mit einander verknüpft. Wir begeben uns mit der Besprechung der Funktion des Auges als Organ des Raumsinnes auf ein ganz besonders schwieriges Gebiet, ist doch das, was wir als Raum bezeichnen, ein Produkt der durch bestimmte Sinnesreize hervorgerufenen Empfindungen. Sind wir schon bei der Besprechung des Auges in seiner Eigenschaft als Lichtsinnesorgan Schritt auf Schritt auf Schwierigkeiten in der Erklärung der festgestellten Erscheinungen gestoßen, sobald es galt bestimmte Empfindungen zu deuten, so vermehren sich diese, sobald wir uns dem Gebiete der Raumvorstellungen zuwenden. Wir wollen an dieser Stelle in erster Linie das aus der Fülle der Beobachtungen herausschälen, was wir, ohne uns zu weit auf das Gebiet von Vorstellungskomplexen, die der psychologischen Forschung eigen sind, einzulassen, aus peripherem

und zentralem Geschehen auf Grund allgemein naturwissenschaftlicher Forschungsmethoden und von Vorstellungen aus erschließen können, die in engster Beziehung zu naturwissenschaftlichem Denken stehen.

Zunächst muß hervorgehoben werden, daß wir in der Regel die Außenwelt mit zwei Augen betrachten. Die Erfahrung zeigt uns, daß wir, obwohl von dem einzelnen Objekt in beide Augen Lichtstrahlen einfallen, und auf ihren Netzhäuten je ein Bild entsteht, in der Regel einfach und nicht doppelt sehen. Das ist nicht ohne weiteres verständlich und setzt bestimmte Einrichtungen voraus. Bei ihrer Erforschung müssen wir den Umstand in Betracht ziehen, daß die beiden Augäpfel beweglich sind. Wir brauchen nur zu verfolgen, wie die beiden Bulbi sich beim In-die-Ferne- und In-die-Nähe-Sehen verhalten, um zu erkennen, wie aus einer anfänglichen Parallelstellung der Augenachsen mehr und mehr eine Konvergenzstellung hervorgeht.

Um zu einem Verständnis des einheitlichen Zusammenwirkens beider Bulbi mit allen dem Sehvorgang dienenden Einrichtungen zu gelangen, kurz, um zu verstehen, weshalb trotz zweier Augen eigentlich in gewissem Sinne nur ein beide umfassendes Auge funktionell in Betracht kommt, müssen wir uns zunächst der zentralen Sehbahn zuwenden. Vor allem müssen wir auch den Versuch unternehmen, tiefer in die Organisation jener Rindenstellen der Großhirnhemisphären einzudringen, in denen bestimmte Vorgänge zu Licht- und Raumempfindungen führen. Wir sind bereits beiden Augen gemeinsamen Funktionen begegnet. Es sei an die S. 95 beschriebene konsensuelle Pupillenreaktion erinnert. Wir stellten fest, daß Bahnen vorhanden sein müssen, die von der Netzhaut des einen Auges ausgelöste Reize wechselseitig den in Betracht kommenden Muskeln der Iris übermitteln. Wir lernten den Mechanismus der zusammengekoppelten Pupillenreaktion kennen. Ferner begegneten wir wiederholt der Tatsache (vgl. z. B. S. 175), daß die „Stimmung“ der Retina, d. h. der Zustand ihrer Erregbarkeit, nicht nur von Reizen abhängig ist, die bestimmte Netzhautstellen des einen Auges treffen, vielmehr erfuhren wir, daß die beiden Retinae sich gegenseitig beeinflussen können (vgl. S. 176). Der Umstand, daß die Erregung, die von den Sehzellen der Retina beider Augen zentralwärts geleitet, zu einer einheitlichen Empfindung führt, setzt engste Wechselbeziehungen zwischen allen Anteilen beider Sehapparate und insbesondere auch der Rindenzentren voraus.

Es ist sehr erfreulich, mitteilen zu können, daß wir zur Zeit über die zentrale Sehbahn und die Lage der beiderseitigen Sehzentren beim Menschen recht gut unterrichtet sind und darüber hinaus Beziehungen zwischen bestimmten Netzhautstellen und solchen der Empfindungszentren kennen. Zahlreiche klinische Beobachtungen mit nachfolgenden sorgfältigen anatomischen Untersuchungen haben im wesentlichen jene Ergebnisse gezeitigt, über die wir im folgenden berichten können. Teils handelte es sich um Unterbrechungen und sonstige Störungen einerseits der zentralen Sehbahn, andererseits in den in Frage kommenden Zentren selbst — verursacht durch lokale Kreislaufstörungen (Gefäßzerreißungen mit anschließender Blutung, Verstopfung von Gefäßen durch lokale Thrombosen oder durch in der Blutgefäßbahn verschleppte Blutgerinnsel (Emboli)[1]) oder

[1]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 1.

um Geschwulstbildungen, Erweichungsherde usw. —, teils waren es Verletzungen und insbesondere durch Schüsse verursachte, die uns tiefe Einblicke in die feinere Struktur mehr peripherer Anteile des Sehapparates, vor allem jedoch der zentralen ermöglicht haben. Der Tierversuch vermag auf diesem Forschungsgebiet wohl sehr wichtige Anhaltspunkte zu liefern, indem die Beobachtung von Ausfallserscheinungen nach Wegnahme bestimmter Anteile der Großhirnrinde oder nach Unterbrechung der Sehbahn an verschiedenen Stellen manchen Hinweis auf Zusammenhänge zwischen bestimmten Funktionsgebieten liefert, jedoch lassen sich aus naheliegenden Gründen beim Tier viele Einzelheiten in den gestörten Funktionen nicht erkennen. Vor allem aber steht über jeden Zweifel erhaben fest, daß gerade in den Sinnesfunktionen und den Sinneszentren der Vergleich in der gesamten Tierreihe oder auch nur in der Reihe der Säugetiere nicht von einem einheitlichen Niveau aus geführt werden darf. Es gilt dies insbesondere auch für den Menschen. Wir müssen der Tatsache Rechnung tragen, daß in der Organismenreihe eine Weiterentwicklung vorhanden ist, die vornehmlich das gesamte Großhirn betrifft. Es sind insbesondere die Sinneszentren mit ihren verschiedenen Anteilen, die in ihrer Lokalisation und vor allem in ihrer Ausdehnung und ihren Leistungen ganz wesentliche Verschiedenheiten bei verschiedenen Organismenarten der höher entwickelten Formen der Tierwelt aufweisen. Wir werden uns bei unserer Darstellung in erster Linie an die beim Menschen gewonnenen Ergebnisse halten.

Beginnen wir mit der Sehbahn. Die Nervenbahnen, die im Nervus opticus zusammengefaßt sind, können nach ihrer Funktion in solche eingeteilt werden, die zentripetal leiten, d. h. der Gruppe der sensiblen Nervenbahnen zuzurechnen sind, und solche, die zentrifugal wirksam sind und zur Gruppe der motorischen Bahnen gehören. Die ersteren umfassen zunächst alle jene Bahnen, die Erregungen von der Netzhaut aus zentralwärts leiten. In der Regel handelt es sich um solche, die durch Lichtreize ausgelöst sind. Außer der Vermittlung von Lichtempfindungen dienen jene der Regulation des Zustandes des Irismuskels. Wir haben schon S. 97 die Frage besprochen, ob es besondere, bereits innerhalb des Nervus opticus getrennt verlaufende Bahnen gibt, die den sensiblen Ast jenes Reflexbogens darstellen, der den Pupillenreflex vermittelt. Im N. opticus sind ohne jeden Zweifel zentrifugale Bahnen vorhanden. Sie sind jedoch beim Menschen anatomisch noch nicht ausreichend sichergestellt[1]).

Wir haben bereits erfahren, daß Fortsätze von Ganglienzellen der Netzhaut auf ihrem dem Glaskörper zugewandten Anteil entlang ziehen und die marklose Nervenfasernschicht bilden. Alle Fasern — mit Ausnahme der zentrifugalen Bahnen, die einen entgegengesetzt gerichteten Verlauf haben — streben jener Stelle zu, an der die Sklera Lücken enthält. Durch sie hindurch ziehen die einzelnen Nervenfasern. Sie werden in der Papilla nervi optici zu einem Strang zusammengefaßt. In ihm sind die einzelnen Nervenfasern durch längs und quer verlaufende Bindegewebsbündel von einander getrennt. Die letzteren stehen mit der Pia in Verbindung. Den Nervenfasern

[1]) Vgl. hierzu *Ramón y Cajal:* Die Retina der Wirbeltiere. Übersetzt von *R. Greeff*: Bergmann, Wiesbaden 1894.

fehlt die *Schwann*sche Scheide. Es sind die Markscheiden direkt von Neuroglia umgeben. Es lassen sich im Sehnerven drei verschiedene Fasergruppen unterscheiden. Zunächst umfaßt er vom Auge kommende Nervenfasern, die ungekreuzt verlaufen, d. h. Beziehungen zwischen der Netzhaut und dem auf der gleichen Seite liegenden Rindenzentrum vermitteln. Dazu kommen Bahnen, die im Chiasma nach der anderen Seite ziehen. Es sind dies die gekreuzten Fasern. Von ganz besonders großem Interesse ist ein Nervenfaserbündel, das auch zum Teil ungekreuzt, zum Teil gekreuzt weiter verläuft, und das von jener Gegend kommt, die wir zum „scharfen" Sehen benützen, d. h. von der Makulagegend. Es hat den Namen makuläres oder papillo-makuläres Bündel erhalten. Die Lagerung der genannten Nervenbündel im Sehnerven ist vor allem Dank von Ver-

Abb. 96.

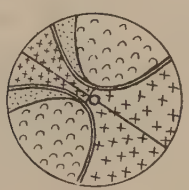


Abb. 97.

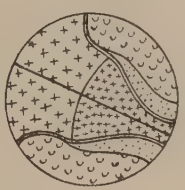


Abb. 98.

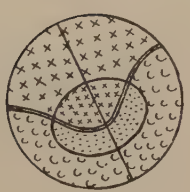


Abb. 99.

Schema über die Lagerung der Bündel im Sehnerven.
Abb. 96 vorne bei der Papille. Abb. 97 im vorderen Abschnitt des Sehnerven. Abb. 98 im mittleren Abschnitt des Sehnerven. Abb. 99 vor dem Chiasma.

+++ = gekreuzte Fasern (mediale). = nicht gekreuzte Fasern (laterale).
= makuläre gekreuzte Fasern. = makuläre ungekreuzte Fasern.

änderungen, die nur bestimmte davon betreffen, eine gut bekannte. Die gekreuzten Fasern verlaufen durch den ganzen Sehnerven als kompaktes Bündel (vgl. dazu Abb. 96—99 [1]). Die ungekreuzten Nervenbahnen bilden in jenem Sehnervenabschnitt, der unmittelbar an das Auge anschließt, zwei gleich große, dorsolateral und ventrolateral gelegene Anteile (vgl. Abb. 96). Sie sind durch das lateral und nach unten gelegene makuläre Bündel getrennt. Je weiter sich der Sehnerv vom Auge entfernt, um so mehr nähern sich jene Bündel und bilden im mittleren Drittel des N. opticus einen einheitlichen Strang, der auf dem Querschnitt Sichelform aufweist (vgl. hierzu Abb. 99). Im weiteren Verlauf des Sehnerven verschiebt sich

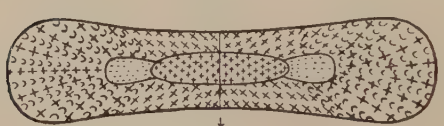
[1]) Entnommen: *E. S. Henschen:* Klinische und anatomische Beiträge zur Pathol. des Gehirnes. 2. 897. Leipzig 1892.

die Lage der einzelnen Bündel, wie aus den erwähnten Abbildungen hervorgeht. Es zeigen sich übrigens dabei gewisse individuelle Unterschiede.

Besonders leicht verfolgbar ist das makuläre Bündel in seinem Verlauf, weil es einerseits gegenüber bestimmten Giften, wie Alkohol und Nikotin, weniger widerstandsfähig ist, als die übrigen Faserarten[1]). Es ist in Fällen von Alkohol- und Tabakamblyopie der einzig degenerierte Anteil des Sehnerven. Es gibt aber auch Erkrankungen, bei denen umgekehrt gerade jenes Bündel in seiner Funktion erhalten bleibt, während alle anderen versagen.

In den Abb. 100 und 101[2]) ist die Lage der genannten Bündel im Chiasma und im anschließenden Tractus nervi optici wiedergegeben. Ihre Kenntnis ist für das Verständnis von Ausfallserscheinungen bei bestimmten Schädigungen, die den Sehnerven auf seiner Bahn bis zum Ende des frontalen Neurons — es erstreckt sich von den großen Ganglienzellen der Retina bis zum äußeren Knieganglion, in dem es an ebensolchen Zellen sein Ende findet — treffen können, von größter Bedeutung. Es gehen nicht nur Fasern zum Corpus geniculatum externum (laterale), vielmehr ziehen solche auch zu Ganglienzellen der Corpora quadrigemina anteriora und des Pulvinar thalami. Es spricht jedoch sehr vieles dafür, daß nur die zuerst genannten Fasern ihrer Funktion nach zur Sehbahn gehören[3]), während die letzteren Reflexe vermitteln. Eine dieser Bahnen dient der Auslösung des Pupillenreflexes. Nach *Henschen* besteht eine festgelegte Beziehung zwischen bestimmten Ganglienzellen der Retina und solchen des Corpus geniculatum externum, und zwar hängen die Fasern seines dorsalen (oberen) Abschnittes mit den oberen Quadranten der Retinae beider Augen zusammen. Diese Annahme ergab sich aus den folgenden Beobachtungen. Es wurde eine lokalisierte Zer-

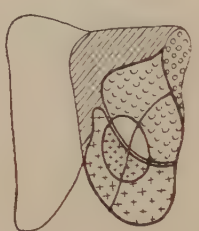
Abb. 100.



Schema des Chiasmas.

= Gekreuzte Sehnervenfasern.
= Ungekreuzte Sehnervenfasern.
= Makulär gekreuzte Fasern.
= „ ungekreuzte Fasern.

Abb. 101.



Schema des Tractus nervi optici.

= Gekreuzte Sehnervenfasern.
= Ungekreuzte Sehnervenfasern.
= Makuläre gekreuzte Fasern.
= „ ungekreuzte Fasern.
= Laterodorsales Feld.
= *Guddens* Kommissur.

---

[1]) *A. Birch-Hirschfeld:* Arch. f. Ophthalm. **54**. 68 (1902). — *W. Uhthoff: Graefe-Saemisch,* Handbuch der ges. Augenheilk. 2. Aufl. 1904. — [2]) Entnommen: *S. E. Henschen:* Zentrale Sehstörungen im Handbuch der Neurologie, herausgegeben von *M. Lewandowski:* **1**. 899, 900. J. Springer. 1910. — [3]) *S. E. Henschen:* Neurol. Zbl. Nr. 5 (1898). — Vgl. auch *M. Minkowski:* Arbeiten aus dem hirnanat. Institut in Zürich. 1913; Monatsschr. f. Psychiatr. u. Neurol. **35**. 420 (1914); Verhandl. d. Schweiz. naturf. Gesellsch. 1920; Schweiz. Arch. f. Neurol. **6**. 2 u. **7**. 2 (1920).

störung des oberen Teiles des Corpus geniculatum externum festgestellt. Es zeigte sich auf beiden Augen ein Ausfall im Gesichtsfeld, und zwar in dessen unterem Teil. Um diese Störung verstehen zu können, müssen wir uns der Beziehungen der Netzhautanteile zu den entsprechenden Gesichtsfeldanteilen erinnern. Zu ihrer Feststellung verfolgen wir von jener Netzhautstelle aus, auf die von außen in das Auge einfallende Lichtstrahlen auftreffen, eben diese Strahlen in umgekehrter Richtung, durch den Knotenpunkt nach außen (vgl. dazu Abb. 26, S. 75). Wir erkennen dann sofort, daß der inneren Netzhauthälfte im Gesichtsfeld der äußere Teil entspricht, ebenso stehen miteinander in Beziehung die äußere Netzhauthälfte und die innere Gesichtsfeldseite, die untere Netzhauthälfte und die obere Gesichtsfeldhälfte und endlich die obere Netzhauthälfte und die untere Gesichtsfeldhälfte. Es geht dies auch sehr deutlich aus der in Abb. 102 [1]), S. 210, gegebenen schematischen Darstellung hervor. Man erkennt einerseits die wechselseitigen Beziehungen der Netzhaut- und Gesichtsfeldanteile und andererseits diejenigen der ersteren zu den beiden Großhirnhemisphären. Die temporalen Netzhautanteile des linken Auges und die nasalen des rechten senden ihre Optikusfasern zum gleichen primären Sehzentrum, nämlich zum linken Corpus geniculatum externum. Mit der Gegenseite sind die nasale Retinaseite des linken Auges und die temporale des rechten verbunden. Erinnert sei, an Hand des in Abb. 102 wiedergegebenen Schemas an die Pupillarreflexbahn, die mit eingezeichnet ist (vgl. hierzu auch S. 96 und Abb. 53).

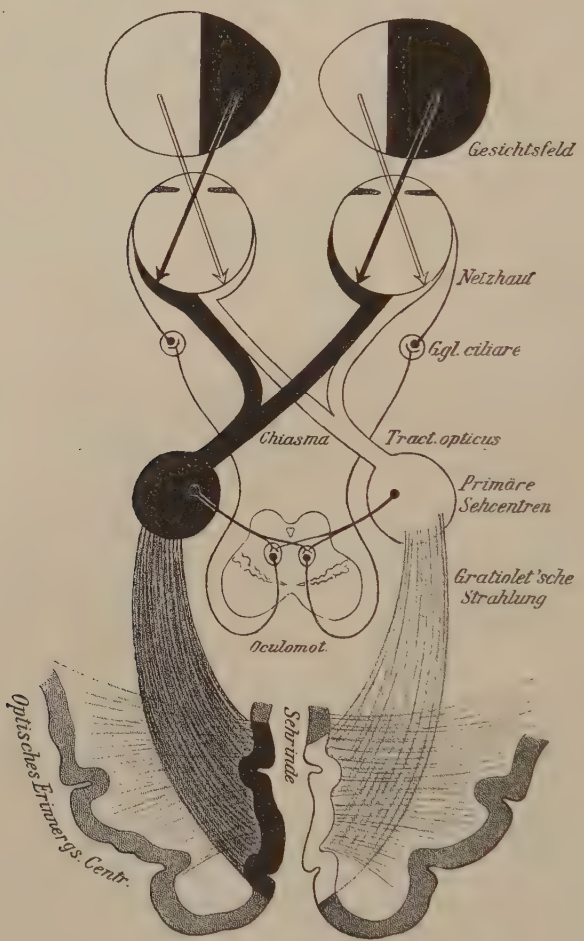
Wir können die geschilderten Verhältnisse der Beziehungen der einzelnen Anteile der Netzhaut zu den entsprechenden Gesichtsfeldanteilen und zugleich diejenigen der ersteren zu dem zugehörigen primären Optikuszentrum (Endigung der frontalen Sehbahn) am besten an Hand der eintretenden Ausfallserscheinungen, wenn die geschilderte Sehbahn an einer bestimmten Stelle unterbrochen ist, prüfen. Nehmen wir z. B. an, daß der linke Nervus opticus zwischen Bulbus und Chiasma durchschnitten sei, dann sind die Folgen leicht zu übersehen. Während das rechte Auge in seinem Sehvermögen unangetastet bleibt, haben wir beim linken völlige Blindheit, Amaurose. Sind nur bestimmte Faserbündel verändert oder von einem Trauma betroffen, dann ergeben sich Störungen, die sich im Auftreten von Skotomen äußern. Sie lassen sich mittels der auf S. 160 beschriebenen Gesichtsfeldaufnahme feststellen.

Sehr übersichtlich sind in ihren Folgen Fälle, bei denen der Tractus opticus Veränderungen aufweist. Es sei auf der rechten Seite jene Stelle der Sehbahn unterbrochen, die zwischen Chiasma und dem Corpus geniculatum externum liegt. Wir erkennen an Hand der Abb. 1 [2]) in Taf. XI, daß beide Augen betroffen sind, und zwar vermögen einerseits die nasal gelegenen Netzhautstellen des linken und andererseits die temporal befindlichen des rechten Auges keine Erregungen mehr zentralwärts zu senden. Infolgedessen vermitteln im linken Auge von temporal (bzw. links) gelegenen Objekten einfallende Lichtstrahlen und im rechten vom nasalen (bzw. linken) Gesichtsfeld kommende Strahlen keine Lichtempfindung. Es fehlt die Beziehung

[1]) Entnommen: *Robert Bing:* Kompendium der topischen Gehirn- und Rückenmarksdiagnostik. 6. Aufl. S. 203. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1925. — [2]) Entnommen: *Robert Bing:* l. c. S. 208.

zum zugehörigen Empfindungszentrum. Vergleiche hierzu den Gesichtsfeldausfall an Hand der in Taf. XI, Abb. 1, wiedergegebenen Gesichtsfelder. Wir erkennen aus dieser Darstellung, daß kein Auge vollständig blind ist, vielmehr liegt nur „Halbblindheit“ vor. Man nennt diesen Zustand auch Hemianopsie, und zwar spricht man im vorliegenden Falle von einer homonymen lateralen Hemianopsie. Die Bezeichnung „hemi“ = halb

Abb. 102.



Sehbahn und Pupillenreflex.

ist nicht als mathematischer Begriff zu betrachten. Hemianopsie bedeutet nicht ohne weiters Halbnichtsehen. Es fallen unter diesen Begriff auch kleinere und größere Skotome, als der homonymen Gesichtsfeldhälfte entsprechen. Der Ausdruck homonym bezieht sich darauf, daß je nachdem der rechte oder linke Tractus opticus betroffen ist, die beiden linken oder rechten Gesichtsfeldseiten ausfallen. Zugleich besteht im erwähnten Fall

hemianopische Pupillenstarre, d. h. es kann von jenen Netzhautanteilen, von denen aus keine Lichtempfindung auslösbar ist, auch keine Pupillenreaktion erzielt werden. Stellt man sich jedoch vor, daß die Veränderung des Tractus opticus hinter der Abzweigung jener Fasern des Nervus opticus sitzt, die zum *Westphal-Edinger*schen Kern (vgl. hierzu S. 97) verlaufen, dann erfolgt trotz bestehender Hemianopsie bei Lichteinfall auf jene Netzhautstellen, von denen aus keine Lichtempfindung auslösbar ist, Pupillenverengerung. Man spricht von einer hemianopischen Pupillenreaktion (auch *Wernicke*s Phänomen genannt). Wir können somit aus dem Vorhandensein einer Hemianopsie mit oder ohne bestehende Pupillenreaktion Schlüsse auf den Sitz der Leitungsstörung in der Sehbahn ziehen.

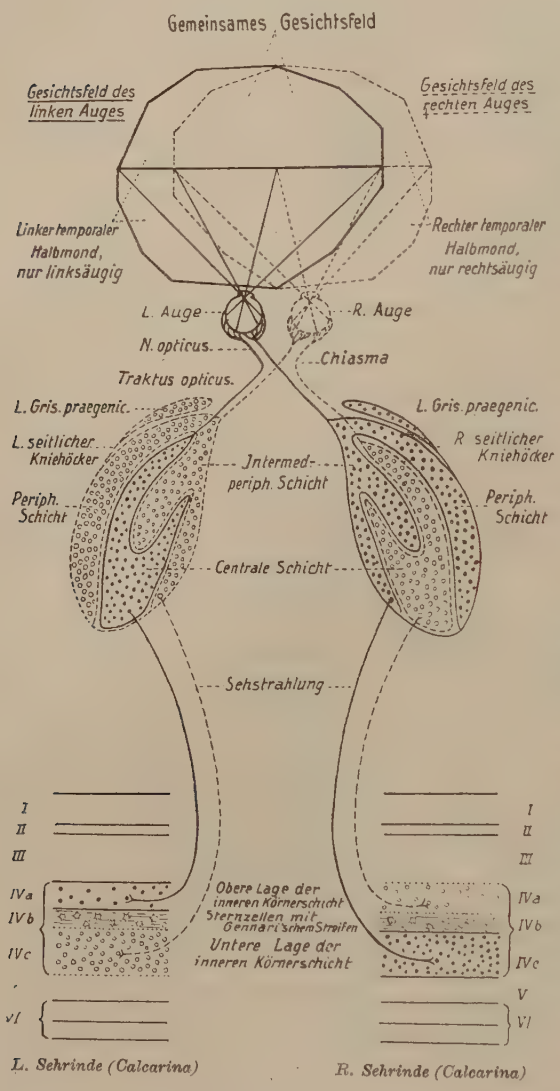
Weitere Möglichkeiten einer Unterbrechung der frontalen Sehbahn ergeben Störungen im Gebiete des Chiasmas. Ihm unmittelbar benachbart liegt die Hypophyse. Wir haben bei der Besprechung dieses Inkretionsorganes[1]) erfahren, daß es vergrößert sein kann. Dabei kann ein Druck auf Anteile des Chiasmas ausgeübt werden. In Taf. XI, Abb. 2, Taf. XII, Abb. 1 u. 2[2]) sind die Folgen der möglichen „Idealfälle" dargestellt, d. h. es ist angenommen, daß bestimmte Nervenbündel für sich allein betroffen sind und nicht neben einer vollständigen Ausschaltung bestimmter Bahnen, wie es natürlich leicht der Fall sein kann, noch eine teilweise Störung benachbarter Nervenbahnen stattgefunden hat. Wir können uns kurz fassen, weil die einzelnen Abbildungen ohne weiteres den Gesichtsfeldausfall wiedergeben. Nehmen wir an (Taf. XI, Abb. 2), daß jene Anteile der Sehbahnen unterbrochen seien, die im Chiasma sich kreuzen. Die Folge ist eine bitemporale heteronyme Hemianopsie, d. h. die nasalen Teile der Netzhaut beider Augen haben keine Verbindung mehr zu den entsprechenden Anteilen der Lichtempfindungszentren. Sind die äußeren, ungekreuzten Anteile der Sehbahn, wie es in Taf. XII, Abb. 1, zu sehen ist, außer Funktion gesetzt, dann vermögen die temporalen Anteile der Netzhaut beider Augen keine Erregungen mehr weiterzugeben. Es entsteht ein Zustand, der nasale heteronyme Hemianopsie genannt wird. Schließlich kann, wie die Abb. 2 in Tafel XII zeigt, ein Auge erblinden und das andere temporale Hemianopsie zeigen. Es ist dies dann der Fall, wenn die Störung die eine Hälfte des Chiasmas umfaßt.

Von größter Bedeutung ist, daß der geschilderte Ausfall im Gesichtsfeld in der Regel von dem von einer Leitungsunterbrechung im frontalen Anteil der Sehbahn Betroffenen in Form eines sogenannten positiven Skotoms wahrgenommen wird, d. h. der Patient erkennt subjektiv einen schwarzen Fleck, durch den ihm ein Teil des Gesichtsfeldes verdeckt erscheint. Interessanterweise ist das nicht der Fall, wenn die Störung zentraler sitzt, d. h. jenen Anteil der Sehbahn betrifft, der sich vom primären Sehzentrum im Corpus geniculatum externum an bis zu dem im Okzipitallappen befindlichen Hauptzentrum erstreckt. Das gleiche ist der Fall, wenn das primäre Sehzentrum oder das Rindenzentrum Sitz einer Störung ist. In den eben genannten Fällen macht sich der Gesichtsfeldausfall ebensowenig subjektiv geltend, wie etwa die Sehnervenaustrittstelle[3]). Man entdeckt in diesen Fällen das Vorhandensein von Skotomen einerseits bei der Auf-

[1]) Physiologie I, Vorlesung 12. — [2]) Entnommen: *Robert Bing:* l. c. 205—207. — [3]) Vgl. den *Mariotte*schen Versuch vom blinden Fleck, S. 125.

nahme des Gesichtsfeldes mittels des Perimeters oder aber, man erkennt ihre Anwesenheit z. B. daran, daß bei plötzlicher Annäherung eines Gegenstandes von einer bestimmten Seite aus an das zu prüfende Auge der Liderschlußreflex (das Blinzeln) ausbleibt.

Abb. 103.



Z. T. nach *Minkowski*.

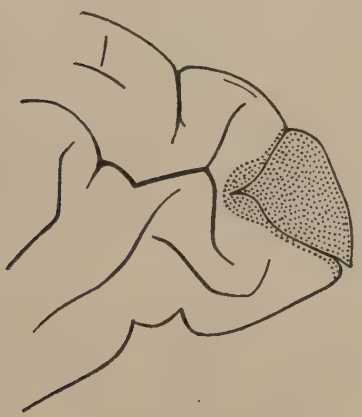
Für die Annahme, daß beide Augen in beiden Corpora geniculata externa eine getrennte Vertretung in Gestalt von Beziehungen zu bestimmten Ganglienzellen besitzen, sprechen die folgenden Beobachtungen. Es entarten nach Wegnahme des gegenseitigen Auges die mit einander zusammenhängende periphere und intermediär-periphere Schicht des Kniehöckers sowie das Griseum praegeniculatum[1]) (vgl. hierzu Abb. 99)[2]). Wird das gleichseitige Auge entfernt, dann zeigen die zentralen Schichten des Corpus geniculatum externum Veränderungen. In Abb. 103 sind die Beziehungen beider Augen zu den einzelnen Schichten jedes Kniehöckers schematisch wiedergegeben und gleichzeitig dargetan, wie von jenen aus wiederum besondere Anknüpfungen zu bestimmten Ganglienzellschichten in der Sehrinde erfolgen. Wir kommen auf diesen Punkt noch zurück.

Von den großen Ganglienzellen des Corpus geniculatum externum geht die okzipitale Sehbahn (auch sekun-

[1]) *A. Cramer:* Anat. Hefte. **10**. 415 (1898). — *M. Minkowski:* l. c. — [2]) Entnommen: *K. Kleist:* Klin. Wschr. **5**. 3 (1926). — Vgl. dazu auch *M. Minkowski:* Schweiz. Arch. f. Neurol. und Psychiatrie. **6**. 288 (1920).

däre genannt) ab. Ihre Fasern bilden zunächst ein lateral vom Kniekörper liegendes Markfeld (das *Wernicke*sche Markfeld). Dann verlaufen sie ventralwärts, um weiterhin in horizontaler Richtung den Okzipitallappen zu erreichen (vgl. hierzu Taf. XIII)[1]). Das der Sehbahn angehörende Bündel nimmt den ventralen Abschnitt der sog. *Gratiolet*schen Strahlung ein. Es liegt lateral und weiter nach hinten lateroventral vom Hinterhorn. In der erwähnten, zur Sehbahn gehörenden Strahlung, lassen sich drei vertikale Lamellen unterscheiden. In der lateralen liegt die eigentliche okzipitale Sehbahn. In der mittleren sind zentrifugale Bahnen vorhanden, die Ganglienzellen der Hirnrinde in Beziehung zu solchen des Pulvinar und der Corpora quadrigemina anteriora setzen. In der medialen Schicht endlich sind Asso-

Abb. 104.



Area striata beim Menschen (Europäer). Laterale Ansicht. Das „Rindensehfeld" liegt fast ausschließlich auf der Medianseite und greift kaum über den Okzipitalpol auf die Konvexität. Seine laterale Ausdehnung ist in der Abbildung perspektivisch zu groß gezeichnet.

Abb. 105.

Area striata beim Menschen (Europäer). Mediale Ansicht. Da, wo sich der Stern befindet, verschwindet die Area in der Tiefe der Furche.

ziationsbahnen enthalten, die die beiden Großhirnhemisphären unter Benützung des Balkens mit einander verbinden.

Von allergrößter Bedeutung ist, daß in der okzipitalen Sehbahn die einzelnen Fasern in ganz bestimmter Weise angeordnet sind, und zwar anknüpfend an die S. 208 erwähnte besondere Anordnung der großen Ganglienzellen im äußeren Kniekörper. Es vermitteln die dorsal gelegenen Fasern Lichtempfindungen, die von Erregungen der dorsalen Quadranten der Retina eingeleitet werden. Werden die genannten Bahnen ausgeschaltet, dann erfolgt bilaterale Hemianopsie, und zwar fallen ventrale Gesichtsfeldanteile aus. Werden ventral verlaufende Fasern der okzipitalen Sehbahn in ihrer Funktion lahm gelegt, dann erfolgt ein entsprechender Ausfall dorsaler Gesichtsfeldanteile. Aus dem Umstande, daß eine teilweise Leitungsunterbrechung der okzipitalen Sehbahn stets zu einer bilateralen Hemianopsie führt, darf auf ein nahes Zusammenliegen der gekreuzten und ungekreuzten

[1]) Entnommen: *Emil Villiger:* Gehirn- und Rückenmark. 8.—10. Aufl. S. 162. W. Engelmann, Leipzig 1922.

Fasern geschlossen werden. Ein Blick auf die Taf. XI und XII läßt die Folgen des Ausfalls der gesamten okzipitalen Sehbahn auf einer Seite ohne weiteres erkennen.

Betrachten wir nunmehr jenes Gebiet der Großhirnrinde, in dem die okzipitale Sehbahn ihr Ende findet, und in dem die primären Lichtempfindungen zustande kommen. Seine Abgrenzung hat große Schwierigkeiten bereitet. Jetzt ist das kortikale Sehzentrum das am besten bekannte Empfindungszentrum, vor allem dank der unermüdlichen, folgerichtigen Untersuchungen von *Henschen*[1]), *Wilbrand*[2]), *Sänger*[2]), *Flechsig*[3]), *Pfeifer*[4]), *C. v. Monakow*[5]), *Campbell*[6]), *Brodmann*[7]), *Lenz*[8]), *Minkowski*[9]) u. A. Klinische Erfahrungen mit sorgfältigster Prüfung der Ausfallserscheinungen im Gesichtsfeld und genauer anatomischer Feststellung der vorhandenen Störung, gepaart mit der Verfolgung der Markentwicklung der zur Sehbahn gehörenden Gebiete unter Berücksichtigung von Degenerationen nach Zerstörungen von zu ihr gehörenden Anteilen und endlich sorgfältigste mikroskopische Untersuchung der verschiedenen Großhirnrindengebiete zeitigten schließlich ein in allen wesentlichen Zügen einheitliches Resultat. Wir wissen jetzt, daß das kortikale Sehzentrum sich im Rindengebiet der Fissura calcarina befindet[10]) (vgl. hierzu Abb. 104 u. 105, S. 213)[11]). Das Gebiet des Sehzentrums keilt sich an der Medianseite in die Tiefe der Windungszüge ein. Infolgedessen läßt sich seine Lage nicht an Hand äußerer Merkmale feststellen. Interessant ist die individuell verschiedene Ausgestaltung der Kalkarinagegend. Das kortikale Sehzentrum hat eine ganz spezifische Struktur, die

---

[1]) *S. E. Henschen:* Klinische u. anatomische Beiträge zur Pathologie d. Gehirns. Teil I. 1890; II. 1892; III. 1894, 1896; IV. 1903, 1911. K. F. Köhler. Upsala; Rev. génér. d'ophth. **13**. 337 1894; Handbuch der Neurologie (herausgegeben von *M. Lewandowski*). **1**. 891. J. Springer, Berlin 1910. — [2]) *H. Wilbrand* u. *A. Sänger:* Die Neurologie des Auges. **7**. Die Erkrankungen der Sehbahn vom Tractus bis zum Cortex. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1917; Die Verletzungen der Sehbahnen des Gehirns mit besonderer Berücksichtigung der Kriegsverletzungen. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1918. — [3]) *P. Flechsig:* Berichte der math.-physikal. Kl. der sächs. Gesellsch. zu Leipzig. 11. Jänner 1904; vgl. auch Gehirn und Seele. Leipzig 1894. — [4]) *R. A. Pfeifer:* Myelogenetisch-anatomische Untersuchungen über den zentralen Abschnitt der Sehleitung. J. Springer, Berlin 1925. — [5]) Vgl. ferner *C. v. Monakow:* Arch. f. Psychiatrie und Nervenkr. **14**. 699 (1883); **16**. 151, 319 (1885); **20**. 714 (1889); **23**. 609 (1891); **24**. 229 (1892); Die Lokalisation im Großhirn. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1914. — [6]) *Campbell:* Histol. studies on the localis. of cerebral function. Cambridge 1905. — [7]) *K. Brodmann:* Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde. 2. Aufl. Joh. Ambr. Barth. Leipzig 1925. — [8]) *G. Lenz:* Zur Pathologie der zerebralen Sehbahn unter besonderer Berücksichtigung ihrer Ergebnisse für die Anatomie und Physiologie. Wilhelm Engelmann, Leipzig 1909; Klin. Monatsbl. f. Augenheilkde. **53**. 54 (1914); Arch. f. Ophthal. **72**. 1, 197 (1909); **91**. 264 (1916); **108**. 101 (1922); Die Kriegsverletzungen der zerebralen Sehbahn. Handbuch der Neurol. (herausgegeben von *Lewandowski*). Erg.-Bd. I. 668. J. Springer, Berlin 1924. — [9]) *M. Minkowski:* Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilkde. **41**. 109 (1911); *Pflüger*s Arch. **141**. 171 (1911); Schweiz. Arch. f. Neurol. u. Psychiatrie. **6**. 201 (1920). — *E. Niessl v. Mayendorf:* Arch. f. Psychiatrie und Nervenkr. **39**. 586, 1070 (1905); Neurol. Zbl. Nr. 17 (1907); Arch. f. Ophthal. **104**. 293 (1921). — *Bolton:* Philos. transact. **193**. 165 (1900). — *T. Inouye:* Die Sehstörungen bei Schußverletzungen der kortikalen Sehsphäre. Leipzig 1909. — *B. Brouwer:* Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. **41**. 129 (1917). — *Igersheimer:* Arch. f. Ophthal. **97**. 105 (1918); **98**. 67 (1919); **101**. 79 (1919). — *H. Wilbrand:* Zeitschr. f. Augenhlk. **54**. 1 (1924). — In allen diesen grundlegenden Arbeiten finden sich reiche Literaturangaben. Vgl. solche insbesondere bei *Wilbrand* und *Sänger*, *Pfeifer* und *Lenz*. — [10]) Vgl. über die Blutversorgung der Sehrinde *Ch. Foix* u. *P. Hillemand:* C. r. de la soc. de biol. **92**. 52 (1925). — [11]) Entnommen: *K. Brodmann:* Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde. 2. Aufl. Joh. Ambr. Barth, Leipzig 1925.

es von den benachbarten Rindenanteilen gut abhebt. Man hat es nach seinem Aussehen — Vorhandensein der *Gennari*schen bzw. *Vicq d'Azyr*schen Streifen — auch Area striata genannt.

Unser Interesse fesselt in besonders hohem Grade der Umstand, daß feste Beziehungen zwischen den einzelnen Anteilen der Retina und denjenigen des kortikalen Sehzentrums vorhanden sind. *Henschen*, dem wir in erster Linie diese Erkenntnis verdanken, spricht von einer „Retina corticalis". Es entspricht die obere Lippe der Fissura calcarina der oberen Retinahälfte, die untere der unteren, ihr Boden der Horizontallinie der Retina. In Übereinstimmung mit dieser Annahme steht der streng lokalisierte Gesichtsfeldausfall nach Störungen im Gebiete ganz bestimmter Anteile des Rindensehzentrums. So beobachtet man nach Zerstörung der dorsalen Kalkarinalippe eine Quadrant-Hemianopsie nach unten (vgl. dazu S. 209, 213). Ist die ventrale Kalkarinalippe in Mitleidenschaft gezogen, dann findet sich eine Quadrant-Hemianopsie nach oben. Der Ausfall der Funktion der Zellen des Bodens der Kalkarinarinde bedingt ein Horizontalskotom.

Nach *Pfeifer*[1]) liegen die Makulafasern der gleichen Seite dorsal und die der anderen Seite ventral vor den ersteren in der Sehstrahlung. Die „kortikale Makula" umfaßt die von der Area striata besetzte Polkappe des Okzipitallappens in wechselnder Ausdehnung und setzt sich keilförmig auf der Medianseite des Gehirns am Boden der Fissura calcarina entlang fort. Die makuläre Region hat Keilform.

Wir müssen uns nun noch der Frage zuwenden, in welcher Art und Weise bei uns die Vertretung der Netzhäute beider Augen in der Area striata geregelt ist. Es fällt auf, daß in dem genannten Hirnrindenanteil die innere Körnerschicht verdoppelt ist. Es ist dies sonst an keiner Stelle der Großhirnrinde der Fall. Da nun feststeht, daß die okzipitale Sehbahn in unmittelbarer Beziehung zur genannten Körnerschicht steht, ist es naheliegend, anzunehmen, daß ihre verstärkte Ausbildung durch die Vertretung beider Retinae in jedem Sehzentrum bedingt ist. Zugleich ergibt die Tatsache des besonderen Reichtums der inneren Körnerschicht der Area striata an Ganglienzellen einen Hinweis darauf, wie die Beziehungen beider Netzhäute zu jener aufzufassen sind[2]). Man könnte sich a priori vorstellen, daß von Stellen beider Retinae, durch deren Zusammenwirken, wie wir noch erfahren[3]) werden, binoculares Einfachsehen zustande kommt, ausgehende Optikusfasern schon im Corpus geniculatum externum zu einer bestimmten Ganglienzelle in Beziehung treten, und nun von hier aus nur noch eine einzige Bahn die von jenen, eine funktionelle Einheit bildenden Retinastellen — genannt Deckstellen — ausgehende Erregung dem kortikalen Sehzentrum übermittelt. Nun haben wir schon S. 212 erfahren, daß diese Annahme nicht zutrifft. Es nimmt jede Optikusfaser für sich die Beziehung zu einer bestimmten Ganglienzelle des Corpus geniculatum externum auf, wobei von Deckstellen kommende an solchen endigen, die sich benachbart sind. In der okzipitalen Sehbahn bleibt die getrennte Weiterleitung der Erregung bestehen. Es fragt sich nun, ob die in Zusammenhang mit Deckstellen stehenden Nervenbahnen in der Area striata an einer diesen gemeinsamen Ganglienzelle ihr Ende finden. Es ist dies offenbar nicht der Fall. Die Verdoppelung der inneren Körner-

[1]) l. c. S. 215, Zit. 4. — [2]) *K. Kleist:* Klin. Wschr. 5. 5 (1926). — [3]) Vgl. Vorlesung 10.

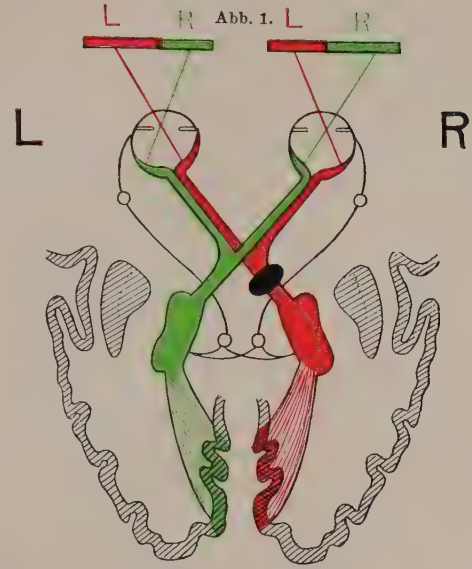
schicht weist schon darauf hin, daß die räumliche Trennung der von Deckstellen ausgehenden Bahnen und Zentren aufrecht erhalten bleibt. Folglich müssen für die Verschmelzung der Erregungsvorgänge, die von jenen ausgehen, in der Area striata besondere Vorrichtungen getroffen sein. *Kleist*[1]) stellt sich vor, daß die eine Schicht der inneren Körnerlage dem linken und die andere dem rechten Auge entspricht, und daß ferner die den Deckstellen entsprechenden Nervenzellen unmittelbar übereinander liegen. Deren Verknüpfung zum Zwecke der Vereinheitlichung des Empfindungsvorganges erfolgt vielleicht mittels der großen Sternzellen von *Cajal* und bestimmter Fasern des *Gennar*schen Streifens. Erwähnt sei noch, daß die beiden Schichten der inneren Körnerlage verschieden mächtig sind. *Kleist* nimmt an, daß die breitere, untere Lage mit dem gegenseitigen und die obere schmälere mit dem gleichseitigen Auge in Beziehung steht. Diese Annahme steht in bestem Einklang mit den anatomischen Verhältnissen der gekreuzten und nicht gekreuzten Sehbahn und vor allen Dingen auch mit dem Verhalten der beiden sich entsprechenden Retinaanteile beider Augen bzw. der Ausdehnung der homonymen Gesichtsfeldanteile. Es sind sowohl die ersteren wie die letzteren ungleich groß (vgl. hierzu S. 220)[2]).

Die erwähnte Annahme in der Anordnung der Deckstellen zugehörigen Ganglienzellen in der inneren Körnerschicht gibt eine gute Erklärung dafür, daß bei Störungen und namentlich Verletzungen im Gebiete der Area striata sehr häufig die Ausfallserscheinungen ungleichartig sind, während das bei Unterbrechungen im Gebiete der okzipitalen Sehbahn seltener der Fall ist. Sie gestattet auch, zu verstehen, weshalb einerseits je zwei Deckstellen eine funktionelle Einheit bilden, und andererseits doch auch wieder jede einzelne der genannten Stellen eine gewisse Selbständigkeit zeigen kann.

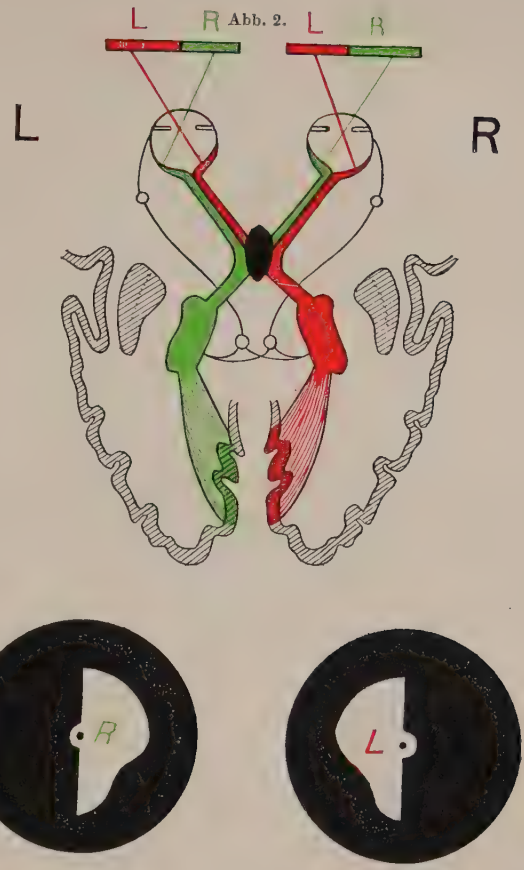
Der Nachweis, daß bestimmte Netzhautstellen mit bestimmten im Rindensehzentrum gelegenen Anteilen korrespondieren, ist von größter Tragweite. Er besagt, daß bestimmte Beziehungen vorhanden sind. Wir haben seinerzeit erfahren, daß die Netzhaut Ganglienzellen verschiedener Art besitzt. Es lassen sich drei Neurone unterscheiden. Das peripherste Neuron stellen die Sinnesepithelzellen (Stäbchen- und Zapfenzellen) dar. Dann folgen die sogenannten Stäbchen- und Zapfenbipolare. An diese schließen sich als zentralstes Netzhautneuron die großen Ganglienzellen, deren Neurit die Nervenfaserschicht der Retina liefert, an. Es ist nun von großer Bedeutung, daß mehr Sinnesepithelzellen als bipolare Zellen und von diesen wiederum mehr als von jenen Ganglienzellen vorhanden sind, deren Neurit die frontale Sehbahn hervorgehen läßt. Es hat somit nicht jede einzelne Sinnesepithelzelle eine besondere Bahn, die nach dem Sehzentrum führt, vielmehr finden Zusammenfassungen von solchen statt, und zwar betrifft dies insbesondere die Stäbchenzellen, während die Zapfenzellen der Makula nur mit je einer bipolaren Zelle und einer großen Ganglienzelle in Verbindung stehen. Hingewiesen sei in diesem Zusammenhang auch noch auf jene Bahnen, die — ausgehend von Horizontalzellen

---

[1]) *K. Kleist:* Klinische Wochenschr. **5**. 5 (1926). — [2]) Vgl. über Einwände gegen die Annahme der erwähnten Bedeutung der beiden Lagen der inneren Körnerschicht bei *Kleist:* l. c., dort findet sich auch die zugehörige Literatur angegeben. — Vgl. z. B. *R. Bárány:* Travaux de laborat. de recherches biol. de l'univ. de Madrid. **22**. 359 (1924); J. für Psychol. u. Neurol. **31**. 5 (1925).



Zustandekommen lateraler homonymer Hemianopsie bei Zerstörung eines Tractus opticus.



Zustandekommen bitemporaler heteronymer Hemianopsie bei Zerstörung der medialen Chiasmapartie.

und gewissen amakrinen Zellen (vgl. hierzu S. 48) — entfernter gelegene Sinnesepithelzellen in der Netzhaut untereinander verbinden. Diese Feststellung weckt sofort unsere Erinnerung an jene Vorgänge, die wir wiederholt geschildert haben, und die zur Kenntnis bringen, daß bei Belichtung nicht nur die direkt gereizten Stellen der Retina Veränderungen zeigen, sondern auch solche der näheren und weiteren Umgebung.

Jede große Ganglienzelle in der Retina steht nun, wie bereits erwähnt, durch eine bestimmte Nervenbahn mit ganz bestimmten Zellgruppen im Kalkarinazentrum in Beziehung. Sie ist nur einmal unterbrochen, nämlich im Corpus geniculatum laterale. Die Anordnung der einzelnen Bahnen geht nicht verloren. Sie wird im genannten primären Sehzentrum (sofern man nicht bereits von einem solchen in der Retina sprechen will, denn auch sie kann als ein solches aufgefaßt werden, ist sie doch ein Teil des Gehirns und der Nervus opticus kein peripherer Nerv!) und in der okzipitalen Sehbahn festgehalten.

Man kann sich zum besseren Verständnis der ganzen Verhältnisse unter Berücksichtigung des Verhaltens der Sehnervenfasern im Chiasma die Vorstellung zu eigen machen, daß in gewissem Sinne das in der Netzhaut jedes Auges entworfene Bild durch die ganze Sehbahn bis zur Kalkarinarinde wandert! Die zentrale Netzhaut ist etwa viermal größer als die periphere. Wie das Netzhautbild nur vorübergehend zur Stelle ist, wird auch das zentrale „Netzhautbild“ bald wieder ausgelöscht, nachdem es nach anderen Hirnteilen übertragen ist. Inwieweit das „Bild“ der kortikalen Retina in seinen Einzelheiten der Wirklichkeit entspricht, darüber gehen die Meinungen zum Teil noch weit auseinander. Es handelt sich dabei um die Ausdeutung klinischer Befunde, die zum Teil zu abweichenden Ergebnissen geführt haben. Einerseits dürfte der oft nicht immer ohne weiteres genau feststellbare Gesichtsfeldausfall die Ursache für mit der geschilderten Annahme der Lokalisation der peripheren Netzhautelemente in der Area striata in Widerspruch stehenden Beobachtungen sein, andererseits ist der anatomische Befund nicht immer genau genug erhoben worden. Selbstverständlich darf kein tatsächlicher Befund einer an sich überzeugend wirkenden Vorstellung zuliebe außer acht gelassen werden, vielmehr muß jede Unstimmigkeit zu neuen, immer kritischeren Beobachtungen führen. Erwähnt sei, daß nach Eintritt von Zerstörungen in der Gegend der Area striata, z. B. durch Blutungen verursacht, zunächst häufig vollständiges Erblinden beobachtet wird. Nach einiger Zeit kehrt die Funktion der nicht veränderten Stellen des Sehzentrums wieder. Schließlich bleibt dann ein bestimmter Ausfall im Gesichtsfeld bestehen. Auch in dieser Hinsicht sind die Ansichten nicht einheitlich. Während Forscher, wie *Henschen,* auf Grund ihrer ganzen Anschauungen es für ausgeschlossen halten, daß nach bestehen bleibendem Ausfall bestimmter Anteile der zentralen Retina und auch der zu ihr hinführenden Bahnen ein Ersatz durch Einspringen anderer Fasern und Ganglienzellen möglich sei, sind Beobachtungen mitgeteilt, nach denen vorhandene Skotome mit der Zeit verschwanden. Hierzu ist zu bemerken, daß dieser Befund vielleicht seine Erklärung darin findet, daß Nachbargebiete jenes Teiles der Netzhaut, von dem aus keine Lichtempfindungen auslösbar sind, Erregungen vermitteln, die zur „gewohnheitsgemäßen“ Überdeckung des kleinen Gesichtsfeldausfalles führen. Dazu kommt, daß die Möglichkeit besteht, daß von den

beiden Lagen der inneren Körnerschicht der Area striata nur die eine betroffen ist und somit von der einen der beiden Deckstellen aus noch Empfindungen vermittelt werden können. Es darf ferner nicht übersehen werden, daß so einfach und so „objektiv" die Feststellung von Ausfallserscheinungen nach Leitungsunterbrechungen im Gebiete der frontalen und okzipitalen Sehbahn und nach Störungen in den in Frage kommenden Zentren zu sein scheint, dennoch manches „Subjektive" mitsprechen kann. Wir haben zur Genüge kennen gelernt, wie wenig oft eine auftretende Empfindung dem objektiven Reiz entspricht! Hervorgehoben sei noch, daß zwar in bestimmten Anteilen des Gesichtsfeldes bzw. der Retina zum Ausdruck kommende Störungen des Farbensehens beschrieben sind — genannt Hemiachromatopsie —, jedoch fehlt es an ausreichenden Anhaltspunkten zur Entscheidung der Frage, ob in der Area striata besondere Zellarten die Farbenempfindungen vermitteln.

Abb. 106.

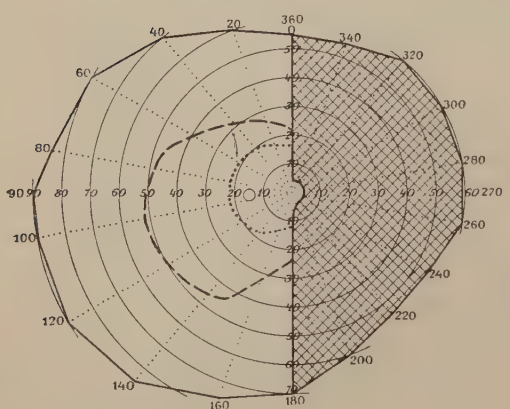
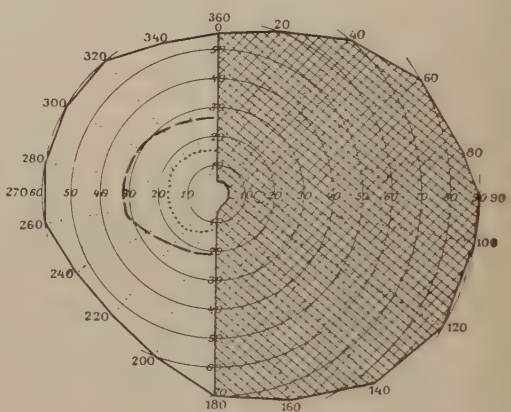


Abb. 107.

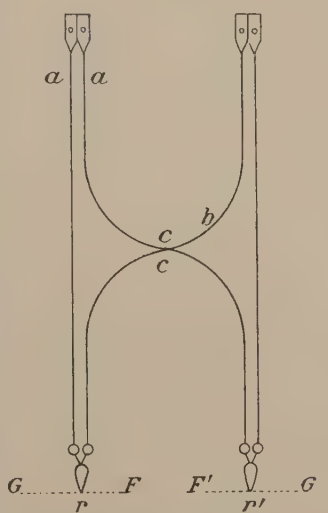


Während mit den gegebenen Vorstellungen über die Wechselbeziehungen zwischen peripherer und zentraler Retina zahlreiche Beobachtungen an Menschen, bei denen in der Area striata gut lokalisierbare anatomische Befunde in Gestalt bestimmter Veränderungen feststellbar waren, in guter Übereinstimmung mit den während des Lebens beobachteten Ausfallserscheinungen im Gesichtsfeld stehen und mehrfach vorausgesagt werden konnte, welcher Befund bei der Sektion zu erwarten war, bereitet die Erklärung jener Fälle Schwierigkeiten, die eine Aussparung der Makula aufweisen. In derartigen Fällen behält die Makulagegend bei funktionellem Ausfall von Retinaanteilen ihre Beziehungen zum kortikalen Sehzentrum bei. Wir erkennen diesen Umstand bei der Aufnahme des Gesichtsfeldes. Anstatt daß die Trennungslinie der Gesichtsfeldhälften gerade durch den Fixierpunkt hindurch verläuft, bemerken wir, daß sie, wie es in Abb. 106 u. 107[1]) dargestellt ist, zugunsten erhaltener Gesichtsfeldanteile an ihm vorbei

[1]) Entnommen *H. Wilbrand* und *A. Sänger:* Die Neurologie des Auges. Handbuch für Nerven- u. Augenärzte. 7. Bd. Die Erkrankungen der Sehbahn vom Tractus bis in den Cortex. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1917.

geht. Man hat auch von einem „überschüssigen“ Gesichtsfeld gesprochen. Es ragt die makuläre Partie der erhalten gebliebenen Gesichtsfeldhälfte in individuell verschiedener Weise um einige Grade in die ausgefallene Gesichtsfeldhälfte hinein. Es ist viel über das Zustandekommen der makulären Aussparung nachgedacht worden, ohne daß es geglückt wäre, eine durch anatomische Befunde eindeutig begründete Erklärung zu finden. Im Vordergrund der Diskussion stehen Theorien[1]), die von der Annahme ausgehen, daß jedes Element der Makula Beziehungen zum Rindensehzentrum beider Hemisphären hat. In Abb. 108[2]) ist ein Schema dargestellt, das einen Versuch zur Erklärung des „Makulaproblems“ darstellt. Je zwei Ganglienzellen stehen in Beziehung zu je einer Zapfenzelle (*r* und *r'* in der Retina *GF* und *F' G'*). Von den genannten Ganglienzellen aus verlaufen nun Neuriten zentralwärts. Im Chiasma *c* zieht die eine Faser ungekreuzt weiter und tritt mit dem fovea-makulären Gebiet des kortikalen Sehzentrums der gleichen Seite in Beziehung. Die andere Bahn verläuft im gekreuzten papillo-makulären Bündel zum entsprechenden Zentrum der anderen Seite weiter. Der Umstand, daß im makulären Gebiete die Ganglienzellschicht eine dickere als in der übrigen Retina ist, stützt die eben geäußerte Ansicht. Es würde so jede Zapfenzelle in der Fovea und ihrer Nachbarschaft zu beiden kortikalen Sehzentren Beziehung haben. Fällt das eine Zentrum aus, oder ist die Leitungsbahn unterbrochen, dann besteht immer noch die Verbindung zum funktionstüchtigen fovea-makulären Zentrum der anderen Hemisphäre. Nach anderen Anschauungen findet eine Gabelung einer einheitlichen Faser im Chiasma statt, wobei die eine Faser ungekreuzt und die andere gekreuzt weiter verläuft. Es wird auch angenommen, daß die Beziehung zu beiden Sehzentren erst zentral erfolge, z. B. durch Fasern, die im hinteren Teil des Balkens zur Sehsphäre der gegenüberliegenden Seite verlaufen[3]). Diese letztere Ansicht wird durch anato-

Abb. 108.



[1]) *v. Monakow* (l. c.) u. A. sind der Anschauung, daß die von der Makula kommenden Fasern in beiden Hemisphären diffus ausstrahlen und so von ihnen ein großes Gebiet des Sehzentrums innerviert wird. Von dieser Annahme aus läßt sich die so häufige Aussparung der Makula verstehen, vorausgesetzt, daß im Zentrum kleinere Herde nur bestimmte Gebiete des Sehzentrums und der benachbarten Bahnen außer Funktion setzen. Das große Ausbreitungsgebiet der Makulafasern würde dann Beziehungen zu funktionstüchtig gebliebenen Anteilen der Area striata sichern. Nun sind aber Fälle beobachtet, bei denen bei ganz kleinen Herden in der Area striata kleine, zentral gelegene homonyme hemianopische Skotome festgestellt werden konnten. Sie sprechen gegen eine diffuse Ausbreitung der Makulafasern. Der Umstand, daß alle Theorien mit individuellen Besonderheiten im Verhalten der Makulabahnen rechnen müssen, bedeutet mit größter Wahrscheinlichkeit, daß noch Lücken in unseren Kenntnissen vorhanden sind, bzw. daß manche der beschriebenen Fälle von zentral bedingtem Gesichtsfeldausfall nicht genau genug beobachtet sind. — [2]) Entnommen: *H. Wilbrand* und *A. Sänger:* l. c. 19. — [3]) *Heine:* Arch. f. Ophthalm. **51**. 166 (1900). — *G. Lenz:* Arch. f. Ophthalm. **72**. 213 (1909). — *F. Best: Pflügers* Arch. **136**. 248 (1910). — Vgl. auch *H. Rönne:* Klin. Monatsbl. f. Augenhlkde. **49**. (2). 289 (1911).

mische Befunde gestützt. Schließlich bleibt noch die Möglichkeit einer mehrfachen Sicherung des für das Sehen wichtigsten Teiles des gesamten nervösen Sehapparates übrig, d. h. es gehen vielleicht peripher und zentral makuläre Bahnen von einer Seite auf die andere über. Es ist denkbar, daß die auf diese beiden „Verbindungsbrücken" entfallenden Anteile der betreffenden Sehbahn individuellen Schwankungen unterworfen sind.

Wir haben bereits S. 215 des Umstandes gedacht, daß wir, obwohl von Objekten der Außenwelt je ein Bild in der Retina beider Augen entsteht, diese einheitlich und nicht doppelt sehen. Nach dem bisher Dargelegten über den Verlauf der frontalen und okzipitalen Sehbahn ist dieser Befund nicht ohne weiteres verständlich. Ein Blick auf die Abb. 102, S. 210 zeigt, daß Objekte der linken Gesichtsfeldseite, die auf den rechten Netzhauthälften zur Abbildung kommen, ihr „zentrales Bild" im Kalkarinagebiet der rechten Hemisphäre besitzen, während die linken Netzhautanteile einerseits Beziehungen zur rechten Gesichtsfeldseite haben und andererseits mit dem Rindensehzentrum der linken Hemisphäre in Verbindung stehen. Bei dieser Gelegenheit sei darauf hingewiesen, daß den nasalen Netzhautanteilen ein größeres Gesichtsfeld entspricht, weil die Nase dem Lichteinfall auf die temporalen Netzhautanteile Grenzen setzt. Diesem Umstande entsprechend sind die „nasalen" Nervenfaserbündel des N. opticus mächtiger als die von den temporalen Seiten beider Netzhäute kommenden. Die gemeinsame Tätigkeit beider kortikalen Sehsphären und vor allem, die schon S. 177 hervorgehobene Beeinflussung einer Netzhaut durch die andere setzt voraus, daß Beziehungen zwischen jenen vorhanden sind. In der Tat kennen wir Assoziationsbahnen, die von der linken zur rechten Kalkarinagegend ziehen und umgekehrt.

Wir haben nunmehr den Ort im Großhirn kennen gelernt, in dem sich Vorgänge abspielen, die zur Lichtempfindung führen. Was für ein Substrat ihnen zugrunde liegt, und was für Veränderungen sich vollziehen, wenn es zur Auslösung einer bestimmten Empfindung kommt, wissen wir nicht. Wir haben schon in der Netzhaut das weitere Schicksal der Lichtenergie aus dem Auge verloren. Wir sprachen von photochemischen Vorgängen, die dann jenen Zustand in den Stäbchen- und Zapfenzellen hervorrufen, den wir den erregten nennen. Die Zustandsänderung pflanzt sich in die anschließenden Anteile der Sehbahn, angefangen von den peripheren Ganglienzellen bis zum kortikalen Zentrum in einer noch unbekannten Form fort. Wir wissen nur, daß jede Nervenfaser Erregungen leitet, und zwar ist jede davon gegen die anderen isoliert, so daß ein Übergang von solchen von einer Faser zu andern nur da möglich ist, wo unter Einschaltung einer Ganglienzelle eine weitere Faser die an jene herantretende fortsetzt. Man hat der Markscheide der Nervenfasern eine große Bedeutung bei der isolierten Leitung zugeschrieben, jedoch ist sie auch in marklosen Bahnen gewährleistet. Als Kennzeichen der erwähnten Zustandsänderung im erregten Zustand gegenüber dem unerregten dient der Nachweis von Potentialunterschieden. Wir haben im Laufe der Vorlesungen wiederholt des Aktionsstromes gedacht. Es sei in dieser Hinsicht z. B. an die Netzhautströme (S. 142) erinnert. Auch die Nerven weisen Tätigkeitsströme auf. Sie gehen ebenfalls nicht von einer Nervenfaser auf benachbarte über. Auch für sie gilt die Isolierung, und zwar spielen dabei offenbar Polarisationserscheinungen an der Oberfläche der einzelnen Fasern eine schützende

Rolle[1]). Die Erregung gelangt schließlich zu Zellen der Area striata und bedingt in diesen ganz bestimmte Zustandsänderungen. Die sich vollziehenden objektiven Vorgänge sind uns unbekannt. Den Erfolg einer Reizübertragung von der Retina aus erkennen wir rein subjektiv in Gestalt einer bestimmten Empfindung. Sie ist ohne jeden Zweifel an bestimmte Elemente der Sehsphäre gebunden. Die Qualität der Empfindung ist in ihren Einzelheiten von der Struktur und dem Zustand der in Frage kommenden Zellen bzw. jener Substrate, deren Umwandlung zwangsläufig bestimmte Empfindungen hervorruft, abhängig.

Wir stehen zur Zeit noch vor einem sehr großen, völlig unerforschten Gebiete — unerforscht deshalb, weil es uns an Methoden gebricht, um in die Geheimnisse der sich in den Empfindungszentren abspielenden, objektiven Vorgänge einzudringen. Periphere und zentrale Netzhäute bilden eine funktionelle Einheit. Es ist vielfach schwer bzw. ganz unmöglich festzustellen, ob bestimmte Erscheinungen beim Sehen zentral oder peripher bedingt sind. Wir haben von der Veränderung der Erregbarkeit der Netzhaut und insbesondere des Stäbchenapparates bei quantitativ abgestuftem Lichteinfall gesprochen und ferner erwähnt, daß eine Umstimmung möglich ist, so daß je nach dem vorausgegangenen Reiz bzw. dem Erregungszustand der Nachbarschaft ganz verschiedene Empfindungen zur Auslösung kommen. Wir unterhielten uns über die Erscheinungen des simultanen und sukzessiven Kontrastes usw. Wir sprachen vom Wettstreit der Gesichtsfelder und vom Einfluß der Einstellung des Auges, je nachdem vor dem Ansehen bestimmter Objekte — namentlich gefärbter — bestimmte Erregungsvorgänge veranlaßt worden sind oder nicht; kurz und gut, wir stießen überall auf Beobachtungen, die uns zeigen, daß unsere Lichtempfindungen weit davon entfernt sind, der gleichartige Ausdruck eines ein für allemal festgelegten Vorganges auf einen objektiv genau umgrenzbaren Reizvorgang zu sein. Weder kennen wir unabänderliche energetische Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung, noch vermögen wir die Energieumsetzungen, die sicherlich statthaben, in Beziehung zu stofflichen Verwandlungen zu bringen — vor allem auch nicht in quantitativer Hinsicht. Wenn wir schlechthin von einer Umstimmung und anderen Vorgängen der Retina sprechen, dann sagen wir sicherlich zumeist mehr aus, als wir wissen. Es sind sicherlich oft neben peripheren Prozessen, die sich in der Retina auch bei Ausschluß von Lichteinfall vollziehen (vgl. S. 94 die Schwarzempfindung) zentrale, welche die Art der Empfindung qualitativ und auch quantitativ beeinflussen. In dieser Beziehung sind Versuche[2]) bedeutsam, in denen gezeigt werden konnte, daß durch Lichteinfall in die Retina des einen Auges hervorgerufene Veränderungen sich auch in jener des während des Versuches lichtdicht verschlossenen anderen Auges auswirken, und zwar in ganz gesetzmäßiger Weise. Es ist von größtem Interesse, Versuchsanordnungen ausfindig zu machen, die uns gestatten, zentrale Vorgänge von peripheren zu trennen. In dieser Hinsicht sind ohne Zweifel die folgenden Beobachtungen sehr wertvoll[3]). Wird dem Auge auf einer schwarzen

[1]) Vgl. hierzu *M. Gildemeister:* Z. f. Biologie. **83**. 145 (1925). — [2]) Vgl. S. 177, Zitat 1. — Vgl. auch *A. Tschermak:* Ergebnisse der Physiol. *(Asher-Spiro).* **2**. (2) (1903). — *H. Köllner:* Arch. f. Augenheilkunde. **80**. 63 (1916). — [3]) *R. Stigler:* 9. Tagung der deutschen physiol. Gesellsch. Rostock 1925. Berichte über die ges. Physiol. **32**. 702 (1925). *Stigler* nennt die in Frage kommenden Erscheinungen Metakontrast.

Fläche ein weißer Halbkreis ausreichend lange dargeboten und in dem Momente, in dem er verschwindet, ein zweiter, ihn zu einem Kreis ergänzender Halbkreis von der gleichen Helligkeit gezeigt, der nach der gleichen Zeit, wie der erste ausgelöscht wird, so erscheint dem Beobachter, der eine Marke im Mittelpunkt des Kreises fixiert hat, der erste Halbkreis zunächst homogen weiß. In dem Augenblick, in dem der zweite Halbkreis in Erscheinung tritt, verschwindet das den Lichtreiz überdauernde Bild des ersten Halbkreises. Man erkennt von diesem nur einen peripheren Saum, während nach dem Zentrum zu sich ein schwarzer Schatten über den eben noch deutlichen Halbkreis zu legen scheint. Bietet man dem Auge beide Halbkreise zugleich dar, dann entsteht die Empfindung eines homogenen weißen Kreises. Die Darbietung der objektiv sich gleich bleibenden Lichtreize nacheinander führt zu einer Auslöschung des ersten positiven Nachbildes (vom ersten Halbkreis). Lassen wir einen hellen Streifen über die Netzhaut wandern, dann vollzieht sich der gleiche Vorgang. Jede von ihm getroffene Netzhautstelle bedingt ein Auslöschen des positiven Nachbildes der zuvor belichteten Stelle, und zwar entsteht die Empfindung eines dem augenblicklich vom Licht getroffenen Retinaanteil benachbarten dunklen Streifens. Daran anschließend folgt distal ein heller Streifen. Auch diese Versuchsanordnung läßt erkennen, besonders wenn zur Darbietung der Lichtreize verschiedene Netzhautstellen beider Augen gewählt werden, daß zentrale Vorgänge mitwirken. Interessant ist auch, daß sich die Größe des Gesichtsfeldes für bestimmte Farbenempfindungen nicht nur dadurch beeinflussen läßt, daß man demselben Auge, dessen Gesichtsfeldgrenze man feststellen will (z. B. für Rot, Grün usw.), bestimmt gefärbte Vorlagen (die gleiche Farbe, für die man jene Grenze zu bestimmen beabsichtigt, oder eine komplementäre usw.) darbietet, sondern auch dadurch, daß man jenes Auge, dessen Gesichtsfeld man aufnimmt, unbeeinflußt läßt und die Umstimmung vom anderen Auge aus vollzieht. Auch hierbei zeigen sich ganz charakteristische Erscheinungen[1]). Es ist wohl möglich, daß bei der Beeinflussung von Vorgängen in der Retina von zentralen Vorgängen aus, die sich höchst wahrscheinlich zum Teil schon in den Ganglienzellen des Corpus geniculatum externum vollziehen[2]), die Regulation der Wiederherstellung von Sehsubstanzen eine Rolle spielt. Es sei in dieser Hinsicht an die *Hering*sche Theorie von der Auslösung bestimmter Empfindungen durch Abbau und Aufbau von solchen erinnert[3]). Es ist sehr wahrscheinlich, daß die ganzen Stoffwechselvorgänge der Netzhaut zentral geleitet und überwacht werden und immer wieder ein Zustand geschaffen wird, der durch Lichtreize so verändert werden kann, daß zentral entsprechende Empfindungen zur Auslösung kommen. Es dürften dabei fördernde und hemmende Einflüsse zur Geltung kommen.

Es ist klar, daß alle derartigen Feststellungen für die Deutung von Ergebnissen von Versuchen über Lichtempfindungen von ausschlaggebender Bedeutung sind. Die Möglichkeit der wechselseitigen Beeinflussung der einen

---

[1]) *E. Gellhorn: Pflüger*s Arch. **210**. 477 (1925). — Vgl. auch *W. F. Hamilton* und *H. Laurens:* Americ. j. of physiol. **65**. 569 (1923). — *A. D. Bush* und *R. S. Cradie:* Ebenda. **68**. 103 (1924). — [2]) Vgl. hierzu auch *A. Brückner: Pflüger*s Arch. **142**. 241 (1911). — [3]) Es sei in dieser Hinsicht insbesondere auf die so ergebnisreichen Versuche von *E. Gellhorn* [vgl. die Literatur S. 176, Zitat 2, und die Übersicht im Arch. f. Ophthalm. **116**. 379 (1926)] verwiesen. Sie stützen und erweitern die *Hering*sche Theorie.

Retina durch die andere, die vielleicht stets in Betracht kommt[1]), setzt einen Reflexbogen voraus. Seinen sensiblen Ast kennen wir. Es sind dies zentripetal leitende Optikusfasern, retino-kortikale Bahnen. Den motorischen Anteil stellen kortiko-retinale Fasern dar. Umschaltestelle ist das kortikale Sehzentrum beider Hemisphären. In der Tat ziehen vom genannten Zentrum Bahnen nach der Peripherie. Sie sind bis zum Thalamus und zu den vorderen Vierhügeln verfolgt worden. Von da aus gehen dann Verbindungsbahnen nach der Netzhaut und ferner zu Zentren, die bestimmte Muskeln mit Impulsen versorgen. So kommt es zur Auslösung von Augenbewegungen. Die Peripherie der Netzhaut wird z. B. von einem Reiz getroffen. Es entsteht eine Empfindung, die jedoch zu keinem scharfen Sehen führt, wohl aber wird sofort durch eine entsprechende Muskelaktion das Auge (bzw. beide Augen) so eingestellt, daß nunmehr das betreffende Objekt auf der Fovea centralis zur Abbildung kommt. In der Regel tritt eine, wenn auch nur geringfügige Bewegung des Kopfes hinzu.

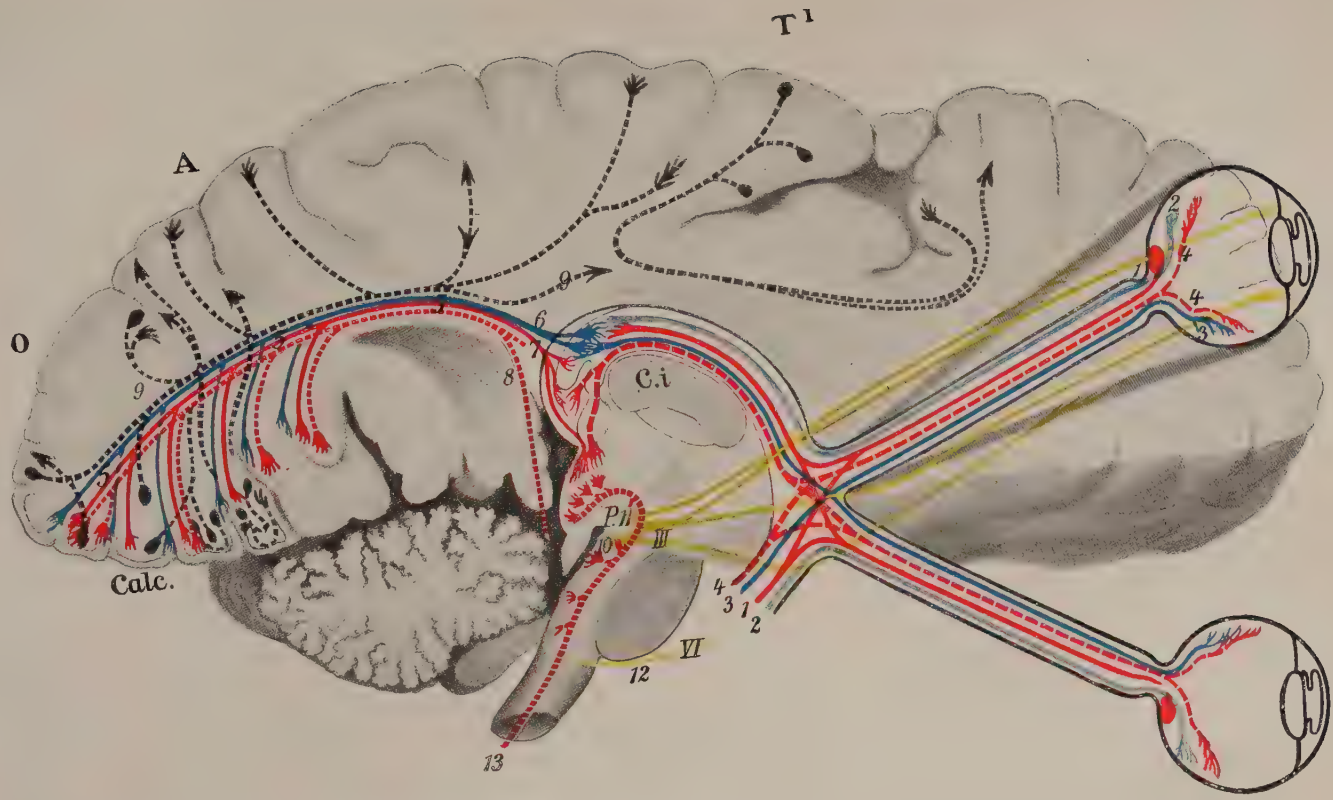
Mit der Feststellung eines Rindenzentrums, in dem die Lichtempfindungen zustande kommen, haben wir noch nicht alle im Großhirn sich vollziehenden, mit dem Sehvorgang in Verbindung stehenden Erscheinungen kennen gelernt. Die Erfahrung hat nämlich folgendes ergeben. Es kann sich ereignen, daß, wie schon S. 217 erwähnt, sich im Gebiete der Area striata Zerstörungen vollziehen. Zumeist sind es Blutungen, Embolien, Geschwülste oder mechanische Verletzungen, die mehr oder weniger weite Strecken der kortikalen Sehsphäre außer Funktion setzen. Wir haben dann, je nach den betroffenen Stellen, entsprechende Ausfallserscheinungen im Gesichtsfeld. Ist ein Sehzentrum ausgeschaltet, dann kommt es zum Ausfall des Gesichtsfeldes der Gegenseite (vgl. hierzu Abb. 102, S. 210). Nehmen wir an, daß beide Sehzentren völlig vernichtet seien, dann ist die Auslösung von Lichtempfindungen von der Retina beider Augen aus aufgehoben (direkte Reizungen der Sehbahnen würden natürlich auch zu keinem Erfolg führen). Man spricht von einer Rindenblindheit[2]). Hat die mit ihr behaftete Person früher gesehen, dann vermag sie sich „subjektiv“ Lichteindrücke bestimmter Art vorzustellen. Sie kann in sich z. B. die Vorstellung an einen Baum wecken und an dem „Vorstellungsobjekt“ alle Einzelheiten (Form und Farbe der Blätter usw.) vor sich sehen, ja ihn in eine bestimmt gestaltete Umgebung der Außenwelt hineinverlegen. Sie erinnert sich beim Nennen eines bestimmten Objektes seines Aussehens. Sie kann es beschreiben. Diese Beobachtungen weisen uns darauf hin, daß die Lichtempfindungen im Zentralnervensystem Spuren hinterlassen. Schon die einfache Tatsache, daß wir ein Objekt, das wir schon einmal gesehen haben, wieder erkennen und, falls uns seine Bezeichnung bekannt ist, benennen können, weist uns darauf hin, daß der Sehvorgang mit der Auslösung einer bestimmten Empfindung nicht erschöpft sein kann.

Es sind nun Beobachtungen bekannt geworden, die uns zeigen, daß es außer einem Empfindungs- und Wahrnehmungszentrum für Lichtreize noch ein Erinnerungszentrum geben muß[2]), und zwar muß sich dieses an anderer Stelle des

[1]) Vgl. hierzu *Frank Allen:* J. of the optical soc. of America and review of scient. instruments. **7**. 583, 913 (1923). — Vgl. auch *C. Gaudenz:* Arch. di oftalm. **13**. 217 (1906). — *A. Mocchi:* Z. f. Sinnesphysiol. **44**. 81 (1910). — [2]) Das große Verdienst, den Sitz des Sehzentrums im Okzipitallappen erkannt und ein Wahrnehmungs- und Erinnerungszentrum unterschieden zu haben, gebührt *Hermann Munk*. Er stellte Versuche an Hunden an. — Vgl. *H. Munk:* Sehsphäre und Raumvorstellung. Internationale

Gehirnes befinden als das erstere. Es geht dies eindeutig aus der folgenden Art von Sehstörungen hervor. Es kommt vor, daß jemand Objekte genau sehen kann, jedoch fehlt vollkommen das Erkennen derselben. Die betreffende Person vermag, ohne anzustoßen, herum zu gehen. Sie weicht im Wege befindlichen Gegenständen aus. Für sie ist jedoch ein jedes Objekt — ein Baum, eine Mauer usw. — nichts weiter als eine augenblicklich für sie mittels der Lichtempfindung wahrnehmbare, Raum ausfüllende Masse ohne jede Beziehung zu bestimmten Vorstellungen. Der gleiche Baum erscheint der Person immer wieder als etwas zum ersten Male Gesehenes. Weder besteht die Möglichkeit, die eben ausgelöste Lichtempfindung in Beziehung zu früher gesehenen Objekten zu bringen, noch werden neue Erinnerungen gesammelt. Das Individuum ist in bezug auf das Sehen ein Augenblickswesen. Es fehlt jede Möglichkeit, mittels des Lichtsinnes Erfahrungen festzulegen. Alles, was in den Gesichtskreis tritt, ist immer wieder neu und verschwindet für das betreffende Individuum in dem Augenblicke, in dem das Bild der Objekte in der Netzhaut bzw. im Lichtempfindungszentrum zur Auslöschung kommt. Man hat im Gegensatz zur Rindenblindheit von einer Seelenblindheit gesprochen[1]). Zu ihrer Feststellung müssen wir die Möglichkeit des Erkennens von Objekten mit Hilfe anderer Sinnesorgane sorgfältig ausschließen. Legen wir z. B. einem Seelenblinden eine Reihe von Gegenständen, wie Schlüssel, Löffel usw. vor, dann sieht er diese. Er kann sie weder benennen, noch ihre Verwendung usw. schildern. Wohl aber kann er ihre Form, in manchen Fällen auch ihre Farbe angeben. Ferner ist er imstande, gleiche Gegenstände aus einer größeren Anzahl verschiedenartiger zu bezeichnen. Kurz und gut, wir erkennen deutlich, daß Sehvermögen vorhanden ist. Gestattet man einem Seelenblinden einen Gegenstand, wie z. B. einen Schlüssel, zu betasten, dann wird er ihn in der Regel erkennen und benennen können, sofern er ihn früher schon durch Betasten „kennen" gelernt hat. Das Erinnerungsvermögen für Tasteindrücke hilft aus. Erblickt ein Seelenblinder ihm früher bekannte Personen, z. B. Angehörige seiner Familie, dann vermag er sie nicht zu erkennen, wenn kein anderes Sinnesorgan mitwirken kann. Sobald die betreffende Person spricht, dann ermöglicht das akustische Erinnerungszentrum das Erkennen[2]).

Beitr. zur wissensch. Medizin, Festschrift für *Rudolf Virchow*. **1**. 357 (1891); Über die Funktionen von Hirn und Rückenmark. S. **1**. August Hirschwald. Berlin 1909. — [1]) *Charcot:* Progrès méd. Nro 29 (1883). — *Crouigneau:* Edude clinique et expérim. sur la vision mentale. Paris 1884. — *H. Munk:* Über die Funktionen der Großhirnrinde. 2. Aufl. A. Hirschwald. Berlin 1890; Über die Funktionen von Hirn und Rückenmark. A. Hirschwald, Berlin 1909. — *L. Wilbrand:* Die Seelenblindheit als Herderscheinung. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1887; Deutsche Z. f. Neurol. **2**. 361 (1892). — *Reinhard:* Arch. f. Psychiatrie. **17**. 717 (1886); **18**. 499 (1886). — *Lissauer:* Arch. f. Psychiatrie. **21**. 222 (1890). — *Friedrich Müller:* Arch. f. Psychiatr. **24**. 856 (1892). — *H. Sachs:* Vorträge über Bau und Tätigkeit des Großhirnes und der Lehre der Aphasie und Seelenblindheit. Breslau 1893. — *Liepmann:* Neurol. Zbl. **21**. 686 (1902); 83 (1904); Nr. 13 609, 664 (1908). — *v. Monakow:* Die Lokalisation im Großhirn. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1914. — *Uhthoff:* Handb. d. Augenheilkunde herausgeg. v. *Graefe-Saemisch*. 2. Aufl. **11**. Teil 2. — *Ziehen:* Das Gedächtnis. 25. 1908. — *A. Bielschowski:* Bericht über die 35. Versammlung der ophth. Gesellschaft. Heidelberg. 174 (1908). — *O. Külpe:* Z. f. Psychopath. **1** (1912). — *W. v. Stauffenberg:* Arbeiten aus dem hirnanat. Institut in Zürich, Heft 8. 1914. — *H. Berger:* Arch. f. Psychiatrie. **69**. 569 (1923). — [2]) Über Farbengedächtnis vgl. *Lotte v. Kries* u. *Elis. Schottelius:* Abhandl. zur Physiol. d. Gesichtsempfindungen *(J. v. Kries)*. 3. Heft. 144 Joh. Ambrosius Barth. Leipzig 1908.



Schema der Sehbahn nach *Henschen*.

A. **Frontales Neuron.** *1* rot = makuläre Fasern. *2* hellblau = direkte (ungekreuzte) Fasern. *3* dunkelblau = gekreuzte Fasern. *4* rot, gestrichelt = Pupillenfasern. *B*. **Okzipitales Neuron.** *5* blau-rot-rot = sog. Sehstrahlung. *6* blau = Stratum laterale fasciul. longit. inf. = kortikopetale Fasern. *7* rot = Stratum intermedium = kortikofugale Fasern. *8* rot, gestrichelt = Stratum mediale = Assoziationsfasern des Balkens. *9* schwarz, gestrichelt = Verbindungen des Sehzentrums (direkte und indirekte). *C* = **Motorische Systeme.** *10* gelb *III* = Okulomotoriuskern und -fasern. *11* gelb *P.* = Pupillenkern und -fasern. *12* gelb *VI* = Abduzens. *13* rot, gestrichelt = Fascic. longit. posterior.

Man hat ganz allgemein die Unfähigkeit des Erkennens Agnosie genannt[1]). Im besonderen spricht man im vorliegenden Falle von einer optischen Agnosie. Bei der Sektion von Seelenblinden hat man in beiden Hemisphären in der Rinde der konvexen Seite des Hinterlappens Veränderungen aufgefunden. Hier ist der Sitz des optischen Erinnerungszentrums. Es liegt in jeder Hemisphäre dem bereits geschilderten kortikalen Lichtempfindungszentrum bzw. dem optischen Wahrnehmungszentrum gegenüber[2]). Assoziationsbahnen in großer Zahl verknüpfen die beiden so wichtigen Zentren. Ihre Unterbrechung verhindert das „Niederlegen" neuer Erinnerungsbilder. Wir müssen uns vorstellen, daß im Empfindungszentrum bei jeder Erregungszuleitung bestimmte Vorgänge ausgelöst werden, die zeitlich beschränkt sind. Es wird offenbar immer wieder ein bestimmter Zustand hergestellt, sobald die Erregung abgeklungen ist, und keine neuen Reize auftreten. Das Bild in der zentralen Retina ist ausgelöscht. Es hinterläßt an dieser Stelle keine Spuren. Jeder Vorgang in der peripheren Retina bedingt einen entsprechenden in der zentralen, und dieser wiederum bewirkt einen solchen im Erinnerungszentrum. Dem Retinabild folgt das Wahrnehmungsbild und diesem das Erinnerungsbild.

Das größte Interesse verdienen Beobachtungen über Halluzinationen auf dem Gebiete der Lichtempfindungen, die teils im Anschluß an Geschwülste und vor allem an Verletzungen, z. B. nach Operationen auftreten. Handelt es sich dabei um eine Einwirkung auf das Wahrnehmungszentrum oder das Erinnerungszentrum? Im ersteren Fall hätten wir uns vorzustellen, daß die primär zentral bewirkte Erregung ebenso zu einer Projektion nach außen führt, wie wenn die Erregung von der Peripherie her zur Übertragung auf Elemente des kortikalen Lichtempfindungszentrums kommt. Es ist dies auf Grund unserer ganzen Vorstellungen über das Wesen der Auslösung von Empfindungen durchaus verständlich. Im letzteren Falle würden Erinnerungsbilder durch eine Erregung von Elementen des optischen Erinnerungszentrums wachgerufen. Besonders wertvoll sind Studien über direkte Reizung der Sphäre des Sehzentrums. Es zeigte sich, daß mechanische Reizung durch Druck mittels einer Sonde zu keinem Ergebnis führte, dagegen hatte elektrische Reizung von einzelnen Stellen aus die Auslösung von Lichtempfindungen zur Folge[3]). Der betreffende Patient gab an, „Sterne" zu sehen. Es wäre von größtem Interesse, wenn derartige Feststellungen wiederholt werden könnten. Aus naheliegenden Gründen vermögen wir weder etwas über die Ablagerung der Erinnerungsbilder auszusagen, noch wissen wir, was für Vorgänge es sind, die Erinnerungsbilder „wecken." Es muß zu Zustandsänderungen kommen, die für jedes Erinnerungsbild charakteristisch sind. Wollen wir ein Bild gebrauchen, das nur eine Vorstellung wecken soll, jedoch in keiner Beziehung zum ganzen hier zur Erörterung stehenden

[1]) *Liepmann:* Neurol. Zbl. 609 (1908). — Vgl. ferner *v. Monakow:* Die Lokalisation im Großhirn. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1914. — [2]) *H. Munk:* l. c. — *Monakow:* l. c. — *Nothnagel:* Neurol. Zbl. 213 (1887). — *Uhthoff:* l. c. — *v. Stauffenberg:* l. c. — *Reinhard:* l. c. — Vgl. weitere Literatur in diesen Arbeiten und insbesondere bei *H. Wilbrand* u. *A. Sänger:* Die Neurol. des Auges. l. c. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1917. — [3]) *Fedor Krause:* Klinische Wochenschr. 3. Nr. 28. 1260 (1924). — Vgl. auch *Kurt Löwenstein* u. *M. Borchardt:* Deutsche Z. f. Nervenheilkd. 58. 264 (1918).

Vorgang steht, dann könnte auf die Möglichkeit der Festhaltung von Schallwellen durch Übertragung von solchen mittels einer Membran, deren Schwingungen ein Stift in eine Wachsplatte eingräbt, verwiesen werden. Diese Platte können wir aufbewahren und bei Gelegenheit jene Wellenbewegung, die zur Aufnahme der Eindrücke in das Wachs geführt haben, wieder hervorrufen, indem wir wiederum einen Stift, der in Verbindung mit einer entsprechend gedämpften Membran steht, über jene hinlaufen lassen. In irgend einer Form muß jede Lichtempfindung, die zu einer bewußten Wahrnehmung geführt hat, im Erinnerungszentrum eine bestimmte Veränderung hinterlassen. Ungeheuer groß ist die Zahl der Erinnerungsbilder und außerordentlich mannigfaltig ihre Verknüpfung untereinander und ferner mit solchen, die von anderen Sinnesorganen und den entsprechenden Empfindungs- und Wahrnehmungszentren aus zur Übertragung in die zugehörigen Erinnerungszentren gekommen sind. Assoziationsbahnen sind es, welche die einzelnen Erinnerungszentren und -inhalte mit einander in Beziehung bringen. Um Mißverständnissen vorzubeugen, sei ausdrücklich hervorgehoben, daß unter „Erinnerungszentren" nicht ohne weiteres Gebiete der Großhirnrinde zu verstehen sind, die sich an einem Ort scharf abgrenzen lassen, vielmehr handelt es sich ohne Zweifel in der Regel um eine mittels bestimmter Nervenbahnen durchgeführte Zusammenfassung vieler Einzelzentren, die Teilaufgaben übernehmen und von sich aus mehr oder weniger enge Beziehungen zu anderen „Zentren" mit verwandten Funktionen unterhalten.

Die Verhältnisse liegen nun nicht so, daß jeder Fall von Seelenblindheit einen so umfassenden Ausfall darbietet, wie wir es geschildert haben. Es gibt vielmehr in mannigfaltiger Fülle Teilausfallserscheinungen. Leider ist die Zahl der sorgfältig untersuchten Fälle klein. Es bedarf des ganzen Rüstzeuges psychologischer Methoden, um die einzelnen Erscheinungsformen, wie z. B. die Unfähigkeit Bilder zu erkennen, während viele Gegenstände richtig bezeichnet werden, womit dargetan ist, daß ihr Sehen mit bestimmten Vorstellungen verknüpft sein muß, abzugrenzen und in Beziehung zu besonderen Gruppen von Erinnerungsbildern zu bringen[1]). Es müßte der ganze Vorstellungskreis des betreffenden Individuums vor der eingetretenen Störung bekannt sein. Es darf nicht verschwiegen werden, daß das Gebiet der optischen Agnosien noch viele Rätsel in sich birgt, und ferner auch die Lokalisation des optischen Erinnerungszentrums offenbar aus den oben dargelegten Gründen zur Zeit nicht so klar umgrenzt ist, wie das beim Empfindungszentrum der Fall ist. Erwähnt sei noch, daß die Seelenblindheit mit verschiedenen Störungen im Gebiete der Lichtempfindungen verknüpft sein kann. Es zeigt sich das an Ausfallserscheinungen im Gesichtsfeld. Fälle von Seelenblindheit kombiniert mit homonymer Hemianopsie sind nicht selten.

Einen besonderen Fall von optischer Agnosie von größtem Interesse stellt die Unfähigkeit dar, Schriftzeichen zu erkennen. Man hat von einer Wortblindheit, Alexie, gesprochen und ferner der oben geschilderten Objektagnosie eine Symbolagnosie gegenübergestellt. In derartigen Fällen findet man bei Rechtshändern im linksseitigen Gyrus angularis[2]) Veränderungen. Bei Linkshändern findet sich das „kortikale

[1]) Vgl. u. a. *A. Gelb* und *K. Goldstein:* Psychol. Analysen hirnpathol. Fälle. **1.** 1 (1920). — [2]) *P. Flechsig:* Gehirn u. Seele. Leipzig 1894.

Lesezentrum" im Gyrus angularis der rechten Hemisphäre. Der Ausdruck „Lesezentrum" kann leicht zu Mißverständnissen Anlaß geben. Es handelt sich natürlich nicht um ein Zentrum, von dem aus angeboren das Lesen vermittelt wird. Es stellt vielmehr einen Ort der Gehirnrinde dar, der in Beziehung zu dem optischen Wahrnehmungszentrum steht und insbesondere Erinnerungsbilder von Schriftzeichen aufnimmt. Das „Lesezentrum" hat enge Beziehungen zu dem in der Rinde der oberen Schläfenwindung (beim Rechtshänder ist es die linke, beim Linkshänder die rechte) gelegenen Zentrum des Sprachverständnisses. Personen, bei denen das „Lesezentrum" gestört ist, nehmen die Buchstaben wahr, sie vermögen jedoch mit ihnen keine Vorstellungen zu verknüpfen. Sie sind imstande, solche nachzuschreiben, womit sie bekunden, daß sie diese sehen, jedoch besagt ihnen der einzelne Buchstabe nichts weiter, als daß er eine bestimmte Form hat. Es besteht das gleiche Verhalten, wie wir es gegenüber den Schriftzeichen einer uns unbekannten Sprache zeigen. Wir können wohl japanische Buchstaben nachmalen, jedoch besagen sie uns so lange nichts, als wir mit ihnen nicht bestimmte Vorstellungen über ihre Bedeutung verknüpfen können. Das Kind muß jeden Buchstaben kennen lernen. Nach einiger Zeit vermag es sie zu benennen. Es folgt dann das mühsame Buchstabieren von Worten. Nach einiger Zeit wird das Wort ohne Zergliederung in Buchstaben erkannt. Schließlich wird das Wortbild maßgebend beim Lesen. Wir lesen sogar über fehlende oder unrichtige Buchstaben, ohne den Ausfall bzw. den Fehler zu bemerken, weg. Wollen wir „Druckfehler" ausmerzen, dann müssen wir unsere ganze Aufmerksamkeit aufbieten und selbst dann entgeht uns noch mancher davon, weil wir zu sehr auf das Aufnehmen des Gesamtbildes von Worten eingestellt sind, und die Buchstaben im einzelnen vielfach gar nicht zur Beachtung kommen.

Hervorgehoben sei noch, daß außer Verbindungen, die vom Kalkarinazentrum der einen Hemisphäre zu dem der anderen führen und jenen, welche die Wahrnehmungszentren mit den Erinnerungszentren verknüpfen, gewiß noch manche andere direkte und indirekte Beziehung vorhanden ist. In Taf. XIV[1]) ist ein von *Henschen* entworfenes Schema der gesamten Sehbahn wiedergegeben, aus dem das von uns Besprochene im Zusammenhang überblickt werden kann.

Wir haben mit voller Absicht über alles das, was wir vom optischen Empfindungs- bzw. Wahrnehmungszentrum und dem entsprechenden Erinnerungszentrum wissen, zunächst an Hand von Erfahrungen berichtet, die an Menschen gemacht worden sind, und zwar deshalb, weil unsere Kenntnisse hier am umfangreichsten und sichersten sind. Wir dürfen jedoch darüber nicht der grundlegenden Bedeutung vergessen, die der Tierversuch gerade auf diesem Forschungsgebiete gehabt hat. Es haben vor allem *Ferrier*[2]) und *Hermann Munk*[3]) durch den Nachweis, daß die

[1]) Entnommen: *S. E. Henschen:* Handbuch der Neurologie (herausgegeben von *M. Lewandowski*). S. 892. J. Springer, Berlin 1910. — [2]) *Ferrier:* Proceed. of the royal soc. of London. **22.** 229 (1874); **23.** 431 (1875); Philosoph. transact. of the royal soc. of London. **165.** II. 433 (1875). — Vgl. ferner *Hitzig:* Zbl. f. d. med. Wissenschaften. 548 (1874). — *Goltz: Pflügers* Arch. **13.** 1 (1876); **14.** 412 (1876/77). — Der erste, der eine Störung des Sehvermögens nach Rindenschädigung beobachtet hat, war *Bouillaud:* J. de physiol. **10** (1830). — Vgl. ferner *Panizza:* Giornale dell' J. R. Istituto lombardo. **7.** 242 (1855). — [3]) *H. Munk:* Verhandl. d. physiol. Gesellsch. zu Berlin. Nr. 16 (1877); Deutsche med. Wochenschr. **3.** Nr. 13 (1877); Arch. f. (Anat. u.)

Abtragung bestimmter Teile der Rinde der Hinterhauptslappen beim Hunde zur Rindenblindheit führt, die zur damaligen Zeit noch wenig gesicherten Vorstellungen über die Lokalisation einer Sehsphäre in der Hirnrinde gefestigt. *Munk* erkannte ferner, daß mit dem Ausfall bestimmter Anteile des Gesichtsfeldes nach Wegnahme gewisser Rindenanteile des Hinterhauptslappens auch eine Störung im Erkennen von Objekten auftrat, die allerdings nach einiger Zeit wieder zurückging. Weite Ausblicke eröffnen weiterhin Versuche an Hunden der folgenden Art. Es wurden Tiere so dressiert, daß sie nur bei einer bestimmten Lichtintensität nach Fleisch schnappten. Dann wurde auf beiden Seiten die Rinde des Okzipitallappens fortgenommen und außerdem die Sehstrahlung zerstört und dann geprüft, ob von den operierten Tieren noch Intensitätsunterschiede in der Belichtung wahrgenommen wurden[1]). Es war dies überraschender Weise der Fall. Es ist dringend notwendig, daß diese Beobachtungen nachgeprüft werden. Sie stehen ohne Zweifel im Widerspruch mit unseren ganzen Vorstellungen über das Zustandekommen der Empfindungen und Wahrnehmungen.

Der Anerkennung der Auffassung der Großhirnrinde als einer Zusammenfassung von funktionell nicht einheitlichen Anteilen stand auf Jahrzehnte hinaus die Lehre von *Flourens*[2]) entgegen, nach der das Gehirn als Ganzes Sitz des Willens und der Wahrnehmungen sein sollte. Erst 1870 wurde der Bann, unter dem sich die ganze Großhirnforschung befand, durch *Fritsch* und *Hitzig*[3]) gebrochen. Es setzten umfassende Forschungen an Tieren ein, die rasch zu einer vollständigen Umstellung der ganzen Auffassung der Großhirnfunktionen führten. Die Lokalisationslehre erkämpfte sich mehr und mehr Anerkennung. Ganz wesentlich gestützt wurde sie durch klinische und anatomische Untersuchungen. Jetzt ist sie als gesichert anzusehen.

Physiol. 599 (1878); vgl. ferner: Über die Funktionen der Großhirnrinde. Gesammelte Mitteilungen (1. Aufl. 1880). 2. Aufl. A. Hirschwald, Berlin. 1890; vgl. weiterhin: Über die Funktionen von Hirn und Rückenmark. Gesammelte Mitteilungen. Neue Folge. A. Hirschwald, Berlin. 1909. Hier finden sich weitere Literaturangaben. — [1]) *O. Kalischer:* Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wissensch. 21. II (1907). — [2]) *Flourens:* Arch. génér. de méd. (1). 2. 321 (1823); Recherches expérim. sur les propriétés et les fonctions de système nerveux. Paris 1824 (2. Aufl. 1842). — Vgl. auch *Lorry:* Mém. présentés à l'acad. des sc. par divers savants. 3. 352 (1860). — [3]) *Fritsch* und *Hitzig:* Arch. f. Anat. u. Physiol. 300 (1870).

Vorlesung 10.

Lichtsinn und Lichtempfindung.

(Fortsetzung.)

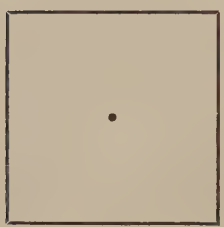
Die Lehre von den identischen Netzhautstellen. Die Augenbewegungen.

Wir haben erfahren, daß der peripheren Netzhaut im Kalkarinagebiet in gewissem Sinne eine zentrale entspricht. Von den einzelnen Ganglienzellen der Netzhaut gehen Neuriten aus, die in festen Beziehungen zu Nervenzellen im Corpus geniculatum laterale stehen und von diesen aus ihre Fortsetzung in der okzipitalen Sehbahn finden. Diese überträgt die ihr von der Peripherie her übermittelte Erregung bestimmten Elementen in der Area striata. Jedem Reize aufnehmenden Element der Netzhaut — gemeint sind damit nicht allgemein die einzelnen Sinnesepithelzellen, von denen bei den Stäbchenzellen mehrere mit einer großen Ganglienzelle in der Retina in Verbindung stehen — entspricht ein „Empfindungselement" im Empfindungszentrum. Unter diesem ist wohl kaum eine einzelne Zellart in der Area striata zu verstehen, vielmehr ein Komplex von solchen (zwei oder mehr Zellen), die ihrerseits wieder Beziehungen zu anderen Zellarten besitzen, wodurch die Grundlage von Assoziationen aller Art geschaffen ist. Es erfolgt in bestimmter, noch zu besprechender Weise die Projektion der Empfindung in die Außenwelt. Es fügt sich in gewissem Sinne dem Netzhautbild, dem Empfindungs- und Wahrnehmungsbild ein objektiviertes Projektionsbild an. Sie alle stehen in unmittelbarer Beziehung zu einander und bedingen sich vom Netzhautbild aus. Hinzu kommt dann noch das Erinnerungsbild. Von größter Bedeutung ist ferner der Umstand, daß die linken Netzhauthälften das kortikale Zentrum in der linken und die rechten Netzhauthälften in der rechten Hemisphäre besitzen. Demzufolge werden Wahrnehmungen im linken Gesichtsfeld durch den rechten Tractus opticus vermittelt und solche im rechten durch den linken Traktus (vgl. hierzu Abb. 102, S. 210). Endlich haben wir schon erfahren, daß, obwohl beim Sehen mit zwei Augen zwei Netzhautbilder entstehen, eine einheitliche Empfindung ausgelöst wird, d. h. es entspricht dieser in gewissem Sinne ein einheitliches zentrales Bild, das nach außen projiziert zu einer entsprechenden, einheitlichen Objektivierung führt.

Die geschilderten Anschauungen setzen im peripheren Anteil des Sehapparates bestimmte Einrichtungen voraus. Zunächst muß die Zusammenarbeit beider Bulbi geregelt sein. Ferner müssen die einzelnen Netzhautelemente beider Augen in bestimmten Beziehungen zu einander stehen. Beide For-

derungen sind erfüllt. Wir wollen uns zunächst dem letzteren Probleme zuwenden. Ein einfacher Versuch möge vorausgehen. Wir fixieren den in Abb. 109 vorhandenen Punkt, und zwar in einer Entfernung vom Auge, die mindestens so groß wie der Nahepunktsabstand ist (vgl. hierzu S. 106). Wir sehen ihn einfach, obwohl er in beiden Foveae zur Abbildung kommt. Jetzt üben wir auf das eine Auge von der Seite oder von oben oder unten her einen Druck aus, während wir fortgesetzt den Punkt fixieren. Wir bemerken, daß schon bei der geringsten Veränderung der Lage des einen Auges, während das andere die ursprüngliche Stellung beibehält, zwei Punkte in Erscheinung treten. Wir sehen den einen an der Ausgangsstellung, während der andere je nach der Größe der künstlichen Verschiebung des zweiten Auges in verschiedenem Abstand von jener gesehen wird. Die Richtung seiner Verschiebung ist von derjenigen der Lageveränderung des zweiten Bulbus abhängig. Vermehren wir diese fortgesetzt, dann scheint der zweite Punkt zu wandern. Führen wir den gleichen Versuch in der Weise aus, daß wir das eine Auge geschlossen halten, dann vermag die Verschiebung des Bulbus, in dessen Retina der Punkt zur Abbildung kommt, selbstverständlich zu keinen Doppelbildern zu führen. Verändern wir die Stellung beider Augen, indem wir den Blick vom fixierten Punkt weg wenden, dann erscheint er uns, solange er auf peripheren Netzhautstellen noch zur Abbildung kommt, stets einfach. Wir sehen ihn nur weniger deutlich als bei direktem Sehen. Wenn wir endlich den Punkt verschieben (durch Veränderung der Lage der Seite, auf dem er abgebildet ist) und ihm zugleich mit dem Blick folgen, d. h. ihn weiter fixieren, dann haben wir unausgesetzt den Eindruck eines einzigen Punktes.

Abb. 109.



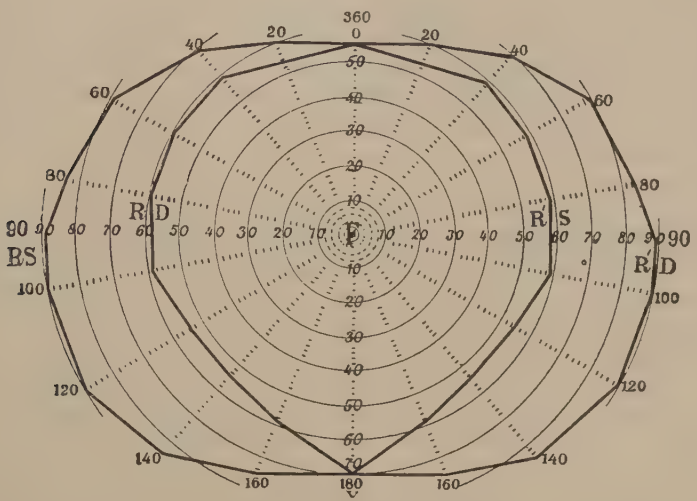
Dieser einfach zu erhebende Befund zeigt uns, daß bei Lageänderungen der Augen, die mittels der den Bulbus versorgenden äußeren Muskeln hervorgebracht werden, ein Objektpunkt stets einfach gesehen wird, solange er dem Auge nicht über den Nahepunkt hinaus genähert wird. Sobald wir jedoch in die auf das feinste koordinierten Bewegungen der Augäpfel eingreifen, dann sehen wir zwei Punkte. Doppelbilder können wir auch dadurch hervorbringen, daß wir dem einen Auge ein Prisma vorsetzen. Durch dieses findet eine Ablenkung von Strahlen statt.

Betrachten wir zunächst den Umfang des Gesichtsfeldes beider Augen und die Beziehung ihrer Einzelgesichtsfelder zu einander. Wir haben S. 160 kennen gelernt, wie das Gesichtsfeld für das einzelne Auge mittels eines Perimeter genannten Apparates bestimmt wird. Es umfaßt die Gesamtheit aller jener Gegenstände, die bei ruhendem Auge gleichzeitig auf der Netzhaut zur Abbildung gelangen und in bestimmter räumlicher Anordnung wahrgenommen werden. Es zeigen sich aus leicht verständlichen Gründen individuelle Unterschiede, ist doch die Ausdehnung des Gesichtsfeldes von der Konfiguration und Größe der Nase[1])

[1]) Werden die Augen stark lateralwärts gewendet, wobei die Nase keine Behinderung des Gesichtsfeldes mehr bedingt, so erfährt es nasal eine Erweiterung, es wird jedoch nicht der temporale Wert erreicht. Es rührt dies daher, daß die Netzhaut temporal — dieser Teil entspricht dem nasalen Gesichtsfeld! — weniger ausgedehnt mit Sinnesepithel ausgestattet ist als nasal.

abhängig. Ferner macht sich der Augenbrauenbogen geltend und ganz allgemein die Lage des Bulbus zum oberen Orbitalrand. Je mehr dieser den ersteren überragt, um so mehr wird das Gesichtsfeld von der ent-

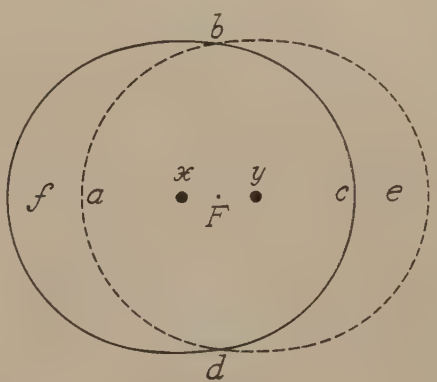
Abb. 110.



sprechenden Stelle eingeengt sein. Endlich macht sich im Auge selbst die Ausdehnung der auf Lichtreize reagierenden Elemente geltend.

In Abb. 110 ist das binokulare Gesichtsfeld wiedergegeben. Für farblose Objekte dehnt es sich temporalwärts bis etwa 100°, nasalwärts bis etwa 60°, nach oben auch bis 60° und nach unten bis etwa 65° aus. In Abb. 110 sind nur die Grenzen der beiden Gesichtsfelder dargestellt. Es kommt so besonders klar zum Ausdruck, daß sie sich zu einem großen Teil überdecken. Abb. 111 ist durch Übereinanderlegen der mittels des Perimeters für das linke und rechte Auge bestimmten monokularen Gesichtsfelder entstanden, und zwar ist dieses so vorgenommen worden, daß der einheitliche Fixierpunkt *F* und die um den gleichen Gesichtswinkel nach oben und unten und nach links und rechts von diesem gelegenen Punkte sich decken. Die punktierte Linie gibt das Gesichtsfeld des rechten und die ausgezogene diejenige des linken Auges an. Das beiden Augen gemeinsame Gesichtsfeld (*a b c d* in Abb. 111) ist von *Hering* Deckfeld genannt worden. Auf seinen beiden Seiten befindet sich ein schmales Gebiet des Gesichtsfeldes, das nur dem rechten bzw. linken Auge eigen

Abb. 111.



ist (*e* und *f* in Abb. 111). Nur einem Auge sichtbar ist ferner das Gebiet des blinden Fleckes (*x* in Abb. 111 für das linke und *y* für das rechte Auge). Den erwähnten peripheren, sichelförmigen Anteilen der temporalen Gesichtsfeldhälften (in Abb. 110 *o R S* 180 *R D o* und *o R' D* 180 *R' S o*) müssen besondere kortikale Felder entsprechen[1]) (vgl. auch Abb. 103, S. 212). Die im Deckfeld befindlichen Gegenstände sind beiden Augen gemeinsam sichtbar. Es sei gleich angefügt, daß wir außer den beiden Dimensionen, die dem Gesichtsfeld entsprechen, noch eine dritte nach der Tiefe zu wahrnehmen können. Umfassen wir die Gesamtheit aller im Raume sowohl nach zwei als nach drei Dimensionen sich erstreckenden Gegenstände, die dem ruhenden Auge erkennbar sind, so ergibt sich der monokulare Gesichtsraum. Der binokulare Gesichtsraum enthält alle Gegenstände, die den beiden ruhenden Augen gleichzeitig sichtbar sind, und zwar unter Erstreckung der Ausdehnung der Objekte nach der Tiefe zu. Wir wollen uns anschließend an die Erörterung des Gesichtsfeldes, das den Inbegriff aller Punkte im Raume darstellt, die bei einer bestimmten Lage des Auges gleichzeitig auf der Netzhaut abgebildet werden, noch mit der Möglichkeit der Erweiterung des Bereiches der sichtbaren Objekte der Außenwelt beschäftigen. Sie ist durch verschiedene Momente gegeben. Einmal können wir die Bulbi bei unbewegtem Kopfe bewegen. Treten dazu noch Bewegungen des letzteren, dann vermögen wir einen noch weit größeren Teil des Raumes zu überblicken. Endlich können wir noch solche des Rumpfes und des ganzen Körpers ausführen und schließlich auf diese Weise den gesamten, dem Auge zugänglichen Raum sowohl monokular, wie binokular im direkten und indirekten Sehen umfassen.

Betrachten wir im besonderen den Bereich der sichtbaren Objekte der Außenwelt, wenn bei feststehendem Kopfe die Augen Bewegungen ausführen. Wir gehen von einer Stellung der Bulbi aus, bei der die Gesichtslinien beider Augen horizontal geradeaus gerichtet sind. Von ihr aus können diese nun Bewegungen ausführen, wobei nach einander im Raume befindliche Gegenstände auf der Fovea der beiden Augen zur Abbildung kommen. Ihre Gesamtheit nennt man das binokulare Blickfeld. Man kann auch das Blickfeld des einzelnen Auges bestimmen. Die Form des monokularen Blickfeldes ist in Abb. 112[2]) verkleinert wiedergegeben. Die Art, wie es abgegrenzt wurde, ist sehr interessant[3]). Es wurde nämlich in der oben erwähnten Ausgangstellung (Gesichtslinie horizontal geradeaus gerichtet) durch Betrachten eines farbigen Scheibchens durch eine in vertikaler Stellung angebrachte Glasplatte ein Nachbild hervorgerufen. Dieses ließ dann die Person, bei der das monokulare Gesichtsfeld bestimmt werden sollte, auf grauem Hintergrunde bis an die äußerste Blickgrenze wandern. Auf der erwähnten Glasscheibe wurde die jeweilige Endstellung der Gesichtslinie für jede Augenstellung vermerkt. Die Summe aller dieser Markierungen ergab dann die Grenze des Blickfeldes. In der Abb. 112 entspricht *P* dem in der Ausgangstellung fixierten Punkte. *a b* stellt die gedachte Entfernung der Glastafel vom Drehpunkt des Auges

[1]) Vgl. den wahrscheinlichen Ort für die kortikale Aufnahme der Bahnen des monokularen, temporalen Halbmondes bei *Richard Pfeifer:* Myelogenetisch-anatomische Untersuchungen über den zentralen Abschnitt der Sehleitung. S. 144. J. Springer. Berlin 1925. — [2]) Entnommen: *E. Hering:* Die Lehre vom binokularen Sehen. Leipzig 1868. — [3]) Vgl. *E. Hering:* l. c.

für die gegebene Größe der Abbildung dar. Die Einbuchtung n des Blickfeldes ist durch die Nasenspitze bedingt. Form und Lage der Blickfelder beider Augen sind normalerweise ziemlich vollkommen symmetrisch[1]).

In Abb. 113[2]) sind beide Blickfelder schematisch und verkleinert dargestellt. Sie sind auf eine im Abstand d vom Auge befindliche Fläche projiziert wiedergegeben. Das Blickfeld für das rechte Auge ist ausgezogen, das für das linke gestrichelt[3]). Das schraffierte Feld bedeutet die Gesamtheit aller Gegenstände, die durch binokulares Fixieren in beiden Foveae gleichzeitig zur Ausbildung kommen. Wir erkennen, daß das gemeinsame Blickfeld kleiner ist, als die zusammenfallenden Teile der monokularen Blickfelder *(G G G)*. Die in Abb. 113 mit *r r* bezeichneten Stellen geben Anteile

Abb. 112.

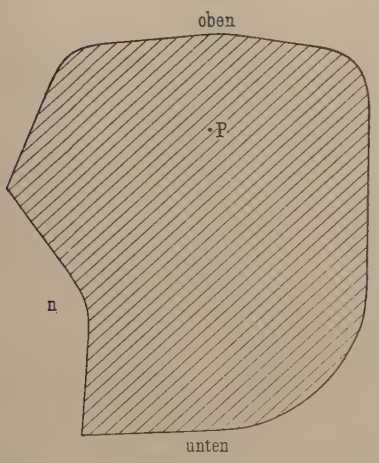
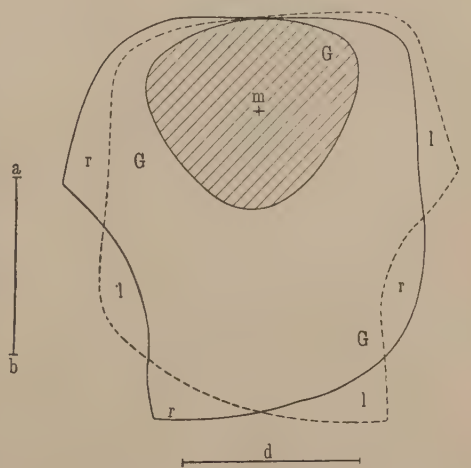


Abb. 113.



des Blickfeldes wieder, die nur dem rechten Auge zugänglich sind. Die Stellen *l l* entsprechen dem nur vom linken Auge aus erreichbaren Anteile des Blickfeldes. $\overset{m}{+}$ bedeutet den in der Ausgangsstellung fixierten Punkt.

Hervorgehoben sei noch, daß Gesichts- und Blickfeld (und entsprechend Gesichts- und Blickraum) nicht vergleichbar sind. Bei der Aufnahme des ersteren bestimmen wir beim ruhenden Auge die Gesamtheit der auf der ganzen Netzhaut sich abbildenden Objekte. Bei der Feststellung des Blickfeldes benützen wir nur das direkte Sehen.

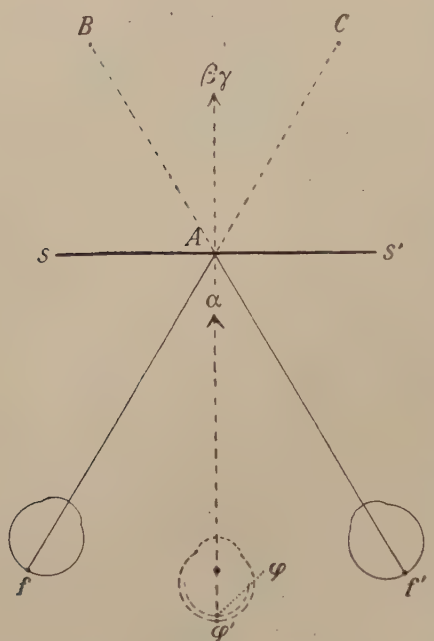
Kehren wir nunmehr zu der Frage zurück, wieso es kommt, daß trotz Vorhandenseins je eines Bildes, das ein leuchtender Objektpunkt in der Retina beider Augen entwirft, in der Regel nur die Wahrnehmung eines Punktes erfolgt. Wir gehen bei der Aufklärung dieses Phänomenes

---

[1]) Es gilt dies nur für das emmetrope Auge. Bei größeren Graden von Myopie wird die Symmetrie gestört. Es ist die Bewegungsmöglichkeit für den langgestreckten Bulbus (vgl. hierzu S. 118) an und für sich eingeschränkt. Vgl. hierzu *Schuurmann:* Vergelijkend onderzoek. d. bewegingen van het oog. Utrecht 1863. — [2]) Entnommen: *E. Hering:* Die Lehre vom binokularen Sehen. Leipzig 1868. — [3]) Vgl. hierzu *H. v. Helmholtz:* Handbuch d. physiol. Optik. 1. Aufl. 484 (1856/1866). — *E. Hering:* Die Lehre vom binokularen Sehen. Leipzig 1868. — *Schneller:* Arch. f. Ophthalm. **21**. (3). 133 (1875). — *W. Asher:* Arch. f. Ophthalm. **47**. 318 (1899). — *L. Asher:* Arch. f. Ophthalm. **48**. 427 (1899.) — *M. Hornemann:* In.-Diss. Halle a. d. S. 1891.

am besten vom direkten Sehen aus. In diesem Falle kommt das Bild in beiden Augen in der Fovea centralis zur Abbildung. Nun haben wir bereits (vgl. S. 207) kennen gelernt, daß die Optikusfasern eine teilweise Kreuzung erfahren. Damit ist die Möglichkeit gegeben, daß bestimmte Anteile des Sinnesepithels beider Netzhäute — im vorliegenden Falle das der Foveae — mit Stellen des in der Area striata der Kalkarinagegend vorhandenen Empfindungszentrums in Beziehung stehen, die, wie S. 215 geschildert, eine funktionelle Einheit bilden. Es würden dann solche von ganz bestimmten Netzhautelementen — den großen Ganglienzellen — aus von beiden Netzhäuten her Erregungen zugleich empfangen und einheitlich reagieren. Beim Sehen mit einem Auge kommen nur von einer Seite her unter Benützung der einen Bahn Erregungen zu einer bestimmten Area striata-Stelle. Diese wird erregt und zeigt nun eine bestimmte Zustandsänderung, die zu einer bestimmten Empfindung führt. Dieser entsprechend kommt es zur Projektion derselben nach außen. Wir verlegen das „Empfundene" vom Lichtempfindungszentrum aus an einen ganz bestimmten Ort der Außenwelt (in bestimmter Richtung und in einen bestimmten Abstand von uns nach oben, unten, rechts, links von uns usw.). Erblicken wir den leuchtenden Punkt mit beiden Augen, dann kommt es zur Erregung der gleichen zentralen Stelle — zusammen mit der ihr zugehörigen zweiten Stelle — vorausgesetzt, daß das Bild im zuerst allein verwendeten Auge wiederum auf dieselbe Stelle der Netzhaut fällt, wie zuvor. Mit der Einstellung des einen Auges ist, wie wir nach allen Beobachtungen voraussetzen dürfen, auch diejenige des zweiten gegeben. Gleichzeitig ist damit auch die Lage der Netzhaut festgelegt.

Abb. 114.



Man könnte nun zu der Vorstellung kommen, daß es für die Lichtempfindung und damit für die anschließende Projektion nach außen qualitativ ganz gleichgültig sein kann, ob eine bestimmte Stelle des kortikalen Sehzentrums von einem der beiden oder beiden Augen aus erregt wird, dagegen könnten quantitative Unterschiede bestehen. Der Versuch mußte entscheiden. Wir stellen uns in etwa 20—30 *cm* Entfernung vor ein Fenster (*ss'* in Abb. 114) und stützen den Kopf, damit dieser während des ganzen Versuches seine Stellung genau beibehält, mittels einer Stirnstütze[1]).

[1]) Vgl. zu diesem Versuch *E. Hering:* Beiträge zur Physiologie. Engelmann, Leipzig 1861/64; vgl. auch *Towne:* Guy's hospit. reports. **11**. 144 (1862/83). — *W. Ch. Wells* (übersetzt von *M. v. Rohr*): Z. f. ophthalm. Optik. **10**. 1 (1922). — *F. B. Hofmann: Tigerstedts* Handb. d. physiol. Methodik. **3**. 142 (1909).

Es wird nun das rechte Auge geschlossen. Mit dem linken fixieren wir einen fernen, etwas nach rechts gelegenen Gegenstand *C*. Während wir ihn fixieren, bringen wir auf der Fensterscheibe *ss'* einen schwarzen Punkt *A* so an, daß er dem linken Auge die Mitte des Gegenstandes *C* verdeckt und außerdem in der Medianebene des Kopfes liegt. Jetzt wird das linke Auge geschlossen und das rechte geöffnet und auf den Punkt *A* gerichtet. Wir stellen fest, welches Objekt des Außenraumes durch *A* teilweise verdeckt wird. Es ist dies der Gegenstand *B*. Wird nunmehr der Punkt *A* auf der Fensterscheibe mit beiden Augen fixiert, so erkennt man ihn gerade vor sich und hinter ihm, teilweise durch ihn verdeckt, den Gegenstand *C* und *B*, und zwar erscheinen alle drei Objekte in der gleichen Richtung zu liegen, obwohl das in Wirklichkeit nicht der Fall ist.

Dieser für die Auffassung des binokularen Sehens grundlegende Versuch besagt uns zunächst folgendes. Bei monokularer Betrachtung wird der Gegenstand *C* auf der Fovea *f* des linken Auges abgebildet und Objekt *B* auf der Fovea *f'* des rechten Auges. Wir projizieren jedesmal in der entsprechenden Richtung *f C* bzw. *f' B* nach außen. Benützen wir beide Augen, dann erhalten wir auf der Fovea jedes Auges ein Bild der Gegenstände *A, B* und *C* und verlegen diese jetzt in einer beiden Foveae gemeinsamen Richtung, Hauptsehrichtung genannt, nach außen. So kommt es, daß wir *A, B* und *C* gerade vor uns sehen. Hierzu ist folgendes zu bemerken: Wir bringen das Netzhautbild in Beziehung zur Außenwelt und konstruieren von ihm aus sowohl Richtungslinien als auch die Lage der Objektpunkte. Wir dürfen darüber nie vergessen, daß in unserem Bewußtsein jenes gar keine Rolle spielt. Wir projizieren in Wirklichkeit auch nicht entlang den Richtungslinien nach außen, vielmehr vollzieht sich der ganze Empfindungs- und Wahrnehmungsvorgang zentral. Die Konstruktionen dessen, was wir sehen, vom Netzhautbild aus gibt uns allein die Möglichkeit, all die mannigfaltigen Erscheinungen, die mit dem Sehvorgang verknüpft sind, zu erfassen und unserem Verständnis näher zu bringen.

Zum Verständnis des erwähnten Befundes denken wir uns die Netzhäute beider Augen nach der Nase hin so übereinandergeschoben, daß die beiden Foveae centrales sich decken, und zwar in einer ganz bestimmten Stellung. Ohne auf vorhandene Inkongruenzen der Netzhäute Rücksicht zu nehmen, stellen wir uns vor, daß durch beide Foveae centrales der horizontal geradeaus gerichteten Augen ein horizontaler und ein dazu senkrecht errichteter vertikaler Schnitt angebracht sei. Wir können diese beiden Schnitte als Koordinaten auffassen. Sie teilen die Netzhäute in vier Quadranten. Denken wir uns nun die beiden Netzhäute, wie bereits erwähnt, so übereinander geschoben (bzw. aufeinander gelegt), daß die erwähnten Koordinaten sich decken, wobei auch die Foveae centrales zur Deckung kommen, dann bedeuten alle über einander liegenden Punkte der sich deckenden Retinae Stellen, bei deren Reizung einfaches Sehen erfolgt. Man hat von Deckstellen gesprochen oder von identischen bzw. korrespondierenden Netzhautstellen[1,2]). Wir

[1]) Der erste, der das binokulare Einfachsehen in Beziehung zu Deckstellen beider Netzhäute brachte, war *Johannes Müller:* Beiträge zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. 71. Leipzig 1826; Lehrbuch d. Physiologie. 2. 376 (1840). — [2]) Über die Feststellung von korrespondierenden Netzhautstellen vgl. u. a. *A. Volkmann:* Physiol.

wollen den Ausdruck „identische“ Netzhautstellen vermeiden, und zwar deshalb, weil er dem Umstande keine Rechnung trägt bzw. ihn ausschließt, daß bei Reizung von Deckstellen die Möglichkeit der Unterscheidung der im rechten und linken Auge hervorgebrachten Erregung besteht. Das bedeutet, daß jeder Deckstelle noch etwas nur ihr Zukommendes eigen ist. Im allgemeinen findet allerdings keine Unterscheidung der links- und rechtsäugigen Eindrücke im gemeinschaftlichen Gesichtsfeld statt, nur unter gewissen Umständen tritt sie ein. Ein solches Moment ist dadurch gegeben, daß, wie schon S. 232 mitgeteilt, der temporale Teil des gesamten Gesichtsfeldes auf jeder Seite nur von je einem Auge aus zur Wahrnehmung gelangt. Wird im Dunkelzimmer das eine Auge lichtdicht verschlossen, und läßt man dann Licht auf die geschlossenen Lider des anderen Auges fallen, dann wird in der Regel der Lichtschein nach der temporalen Seite lokalisiert [1]), obwohl die ganze Netzhaut gleichmäßig diffus beleuchtet wird. Dieser Befund wird mit einer stärkeren Erregbarkeit der nasalen Netzhautteile in Beziehung gebracht [2]). In der Tat kommt es bei Ausfall des genannten Retinabezirkes (bei Hemianopsie) nicht zu der erwähnten Lokalisation [3]).

Wird in einem dunklen Raume nach einem hellen Punkt gesehen und abwechselnd das rechte oder linke Auge verdeckt, ohne daß die betreffende Person davon Kenntnis erhält, so wird sie in der Regel richtig angeben, mit welchem Auge sie den Punkt sieht [4]).

Werden in beiden Augen korrespondierende Netzhautstellen getroffen, dann erfolgt von diesen aus eine Weiterleitung der Erregung zu unmittelbar benachbarten Stellen des Rindenzentrums (vgl. hierzu S. 215). Dabei verläuft die eine Leitung ungekreuzt, während die vom anderen Auge kommende im Chiasma die Mittellinie überschreitet und sich im weiteren Verlauf der ungekreuzten Faser anschließt. Nun verstehen wir, weshalb bei dem auf S. 230 geschilderten Versuch das Fixieren eines Punktes zur Wahrnehmung von nur einem solchen führt; jedoch dann, wenn wir das eine Auge durch sanften Druck aus seiner Stellung bringen, zwei Punkte in Erscheinung treten. Im ersteren Falle fallen die vom leuchtenden Objektpunkt ausgehenden Strahlen in den Netzhäuten beider Augen auf Deckstellen und im letzteren nicht. Das gleiche ist der Fall, wenn wir durch das Davorhalten eines Prismas den für das eine Auge bestimmten Strahl aus seiner Bahn ablenken. Er trifft nun in der Netzhaut des betreffenden Auges keine zu derjenigen der anderen korrespondierende Stelle. Maßgebend ist für das Einfachsehen ausschließlich, ob zwei Deckstellen erregt werden, nicht aber, ob der Lichtreiz von ein und demselben Lichtpunkt oder aber von zweien ausgeht.

Kehren wir nun zu dem S. 234 angeführten Versuch zurück. Wir haben gesehen, daß beim binokularen Anblicken von Gegenständen die

---

Untersuchungen im Gebiete der Optik. Breitkopf & Härtel, Leipzig 1863. — *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. 1. Aufl. **1**. 707. — *F. B. Hofmann:* Handbuch d. physiol. Methodik. (herausg. von *Tigerstedt*). **3**. Hirzel, Leipzig 1909. — *A. Tschermak: Pflügers* Arch. **188**. 21 (1921). — [1]) *K. Wessely:* Klin. Monatsbl. f. Augenhlk. **2**. 596 (1913). — [2]) *W. Schön:* Arch. f. Ophthalm. **24**. (1). 47 (1878) — *H. Köllner:* Arch. f. Augenheilk. **76**. 153 (1914). — [3]) *Th. Birnbacher:* Arch. f. Ophthalm. **110**. 37 (1922). — [4]) *W. Schön:* Arch. f. Ophthalm. **24**. (4). 47 (1878). — Vgl. *H. Heine:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. **39**. (2). 615 (1901); *Pflügers* Arch. **101**. 67 (1904). — *A. Brückner* und *E. Th. v. Brücke: Pflügers* Arch. **90**. 290 (1902).

Richtung, in der sie sich befinden, nicht auf das linke und rechte Auge bezogen wird, vielmehr auf die Mitte zwischen ihnen und zwar so, als befände sich an dieser Stelle ein einziges Auge — genannt Mittelauge[1]). Dieses imaginäre Auge hat man sich aus dem linken und rechten durch Ineinanderschieben beider Bulbi und vor allem durch Deckung beider Retinae in der oben angegebenen Art entstanden zu denken. Die Richtung, in der binokular einfach wahrgenommene Gegenstände gesehen werden, wird erhalten, indem man vom Objektpunkt durch den Knotenpunkt des Mittelauges eine Linie zieht. Es ist dies die Richtungslinie. In der gleichen Richtung erfolgt die Projektion nach außen. In Abb. 114, S. 234, ist das imaginäre Mittelauge eingezeichnet. φ und φ' stellen die beiden übereinander gedeckten Foveae centrales dar. Von ihnen aus verläuft bei gleicher Blickrichtung des Mittelauges, wie sie bei beiden Augen vorhanden ist, die Hauptsehrichtung so, daß sowohl das dem Fixierpunkt *A* entsprechende „Sehding“ α, als auch die medialen Doppelbilder von *B* und $C = \beta$ und γ in ihr zu liegen scheinen[2, 3]).

Die eben entwickelte Erklärung des Einfachsehens mit zwei Augen und der Lokalisation der gesehenen Gegenstände von einem Mittelauge aus, das in die Gegend der Nasenwurzel zu verlegen ist, gestattet eine ganze Reihe sonst rätselhafter Erscheinungen einheitlich aufzufassen. Es sei das an den folgenden Beispielen dargetan. Von beiden Augen wird der Punkt *A* fixiert (vgl. Abb. 115, S. 238)[4]). Er bildet sich in diesen in ihre Fovea centralis ab. Er wird einfach gesehen, weil korrespondierende Stellen der beiden Netzhäute getroffen werden. Stellen wir uns wiederum vor, daß beide Bulbi zu einem Mittelauge vereinigt seien, und ziehen wir von den Deckstellen beider Retinae φ φ' durch den Knotenpunkt x die Hauptsehrichtung, so erhalten wir die Sehrichtung von *A*. Von einem weiter als *A* entfernten Punkt *B* erhalten wir in beiden Augen einen Bildpunkt in der Retina bei *b* und *b'*. Diese beiden Netzhautstellen sind keine korrespondierenden. Das hat zur Folge, daß Doppelbilder wahrgenommen werden. Ihre Lage erhellt aus der Abb. 115. Die entsprechenden Bildpunkte in der Retina des Mittelauges befinden sich bei β und β'. Ziehen wir von diesen Punkten aus die Richtungsstrahlen, dann erhalten wir für die Doppelbilder die Sehrichtungen $\beta\, x\, Bl$ und $\beta' x\, Br$. Wird das rechte Auge verdeckt, dann verschwindet das rechte Bild *Br*. Beim Verdecken des linken Auges wird das linke Halbbild *Bl* ausgelöscht. Es sind

---

[1]) Die Annahme eines Mittelauges und die sich an diese anschließenden Konstruktionen dürfen nur vom Gesichtspunkte des Bestrebens einer konstruktiven Erfassung des Problems des Einfachsehens mit zwei Augen aus betrachtet werden. Es handelt sich um ein Schema. Es versinnbildlicht in erster Linie die Einheitlichkeit des Zentrums der Sehrichtungen. Vgl. hierzu die Ausführungen von *F. B. Hofmann:* Die Lehre vom Raumsinn des Auges. 2. Teil. 235 ff. J. Springer, Berlin 1925. — [2]) Die nicht auf der Fovea zur Abbildung kommenden Doppelbilder von *B* und *C* sind in der Abbildung nicht berücksichtigt. — [3]) Nach *Köllner* hat das imaginäre „Zyklopenauge“ (Mittelauge) nur für die nächste Umgebung des Fixierpunktes als Sehrichtungszentrum eine Bedeutung. Im übrigen soll für die rechte Gesichtsfeldhälfte das rechte und für die linke das linke Auge bestimmend für die Richtungslokalisation sein. Vgl. hierzu: *H. Köllner: Pflügers* Arch. **184**. 134 (1920); Arch. f. Augenheilk. **88**. 117 (1921); **89**. 67, 121 (1921); *Pflügers* Arch. **197**. 518 (1923). — *Erich Weinberg: Pflügers* Arch. **198**. 421 (1923). — Vgl. auch *Otto C. Roelofs* u. *A. J. de Favauge-Bruyel:* Arch. f. Augenheilkunde. **95**. 111 (1924). — [4]) Entnommen: *F. B. Hofmann:* Die Lehre vom Raumsinn des Auges. J. Springer, Berlin 1925.

somit diese Doppelbilder als gleichseitige bzw. gleichnamige zu bezeichnen.

Nehmen wir, wie es in Abb. 116 [1]) dargestellt ist, an, daß der zweite Punkt B, während beide Augen den Punkt A fixieren, dem Auge näher liege, als dieser, dann erhalten wir auf ganz entsprechende Weise, wie im eben geschilderten Fall, die Sehrichtungen $\beta\, x\, Bl$ und $\beta'\, x\, Br$ für die Doppelbilder. Wird das rechte Auge verdeckt, dann verschwindet, wie aus der Abb. 116 klar hervorgeht, das linke Bild. Umgekehrt wird nach Verdecken des linken Auges das rechte nicht mehr gesehen. Es sind somit die Doppelbilder gekreuzte bzw. ungleichnamige. Es wird somit ein vor dem fixierten Punkt gelegener Punkt in gekreuzten und ein hinter dem Fixierpunkt befindlicher in gleichseitigen Doppelbildern gesehen. Wesentlich ist, daß bei der Überdeckung der Netzhäute beider Augen die Netzhautbildpunkte b und b' nicht zur Deckung kommen. Man hat nicht korrespondierende Netzhautstellen auch disparate genannt.

Abb. 115.

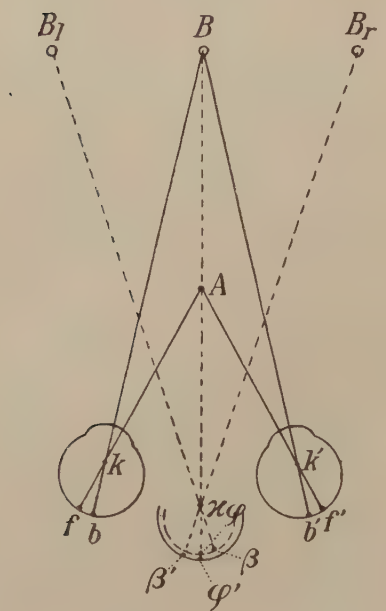
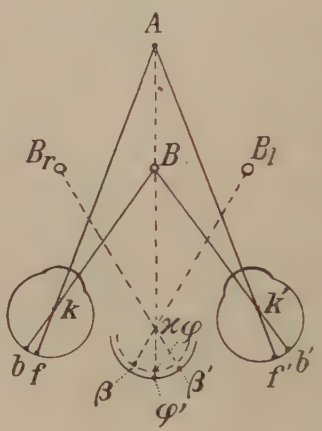


Abb. 116.



Überblicken wir das, was wir vom Einfach- und Doppelsehen beim binokularen Sehakt bis jetzt erfahren haben, dann drängt sich uns die Frage auf, ob die geschilderten Beziehungen korrespondierender Netzhautstellen zu einander sich mit Bestimmtheit darauf zurückführen lassen, daß jene Stellen durch die zugehörige Leitungsbahn mit einem bestimmten Bezirk der Area striata der Kalkarinarinde der einen Hemisphäre in Verbindung stehen. In diesem Falle wäre es verständlich, daß einerseits eine einheitliche Empfindung zustande käme und andererseits von dieser aus die Projektion in die Außenwelt einheitlich erfolgen würde. Es besteht nun wohl kaum mehr ein Zweifel darüber, daß die gegebene Anschauung in ihren Grundlagen richtig ist. Wir können in gewissem Sinne der Retina des

[1]) Entnommen: *F. B. Hofmann:* Die Lehre vom Raumsinn des Auges. J. Springer. Berlin 1925.

imaginären Mittelauges eine einheitliche Rindenretina gegenüberstellen und von dieser aus das Einheitliche im Empfindungsvorgang betrachten.

Der Naturforscher muß auch dann, wenn ein bestimmter Vorgang eine Erklärung gefunden hat, die einerseits den morphologischen Strukturen und Beziehungen gerecht wird und andererseits funktionelles Geschehen unserem Verständnis zufriedenstellend nahe bringt, sich bewußt bleiben, daß nur eine Erfassung von Möglichkeiten vorliegt, die unserem Verständnis zur Zeit zugänglich sind. Dabei findet eine starke Anlehnung an Vorstellungen statt, welche die Erforschung der Vorgänge in der unbelebten Natur zu Tage fördert. Jeder Fortschritt in dieser Richtung wird sofort daraufhin geprüft, inwieweit sich Beziehungen zu Prozessen knüpfen lassen, die Lebensvorgänge darstellen. Ganz besonders schwierig gestalten sich die Verhältnisse überall da, wo Vorgänge im Spiele sind, die wir zwar fortwährend erleben, über deren Wesen wir jedoch so gut wie gar nichts wissen. Es gilt dies für alle Empfindungsvorgänge. Wir konstruieren von der peripheren Retina aus zentrales Geschehen! Sicherlich sind periphere und zentrale Vorgänge viel enger verknüpft als vielfach angenommen wird, ist doch in Wirklichkeit alles Geschehen im Sehapparat, angefangen von der Reizauslösung in der Retina bis zu jenem des Empfindungsvorganges, ein zentrales. Es ist ein Rindenanteil, der in das Auge vorgelagert ist, und es sind zentrale Bahnen, die im N. opticus verlaufen. Die weite räumliche Trennung der einzelnen Anteile eines einheitlichen Organes darf uns nicht veranlassen, Grenzen funktioneller Art zu ziehen, wo sie sicherlich nicht vorhanden sind Wir dürfen uns auch nicht die Vorstellung zu eigen machen, als bestünde die zentrale Netzhaut aus einem Mosaik streng isolierter Empfindungsstellen, vielmehr spricht vieles dafür, daß ebenso, wie schon in der Netzhaut, Vorrichtungen getroffen sind, die „periphere“ Elemente mit einander verknüpfen und örtliche Reize in weiterem Umkreis zur Auswirkung gelangen lassen — im Sinne der Förderung und Hemmung gewisser mit dem Stoffwechsel der Sehsubstanzen in Verbindung stehender Vorgänge —, auch im kortikalen Zentrum Beziehungen zwischen den einzelnen Stellen, die sich gerade in Erregung befinden, und solchen, die nicht direkt am Erregungsvorgang beteiligt sind, vorhanden sind. Gewiß können von Fall zu Fall durch Hemmungen streng lokalisierte Erregungen zustande kommen, jedoch besteht durchaus die Möglichkeit der Verhinderung der Abblendung von Erregungen und von zentraler Ausbreitung. Diese Vorstellungen drängen sich uns auf, wenn wir der Tatsache gedenken, daß es unter bestimmten Bedingungen auch dann zu einem binokularen Einfachsehen kommen kann, wenn disparate Netzhautstellen in Erregung versetzt werden[1]). Die Sehrichtungen werden auch in diesem Falle durch eine einzige, in der Mitte zwischen jenen liegende ersetzt. Diese Feststellung zeigt wohl an, daß auch dann, wenn in gewisser Entfernung gelegene Empfindungselemente der Area striata in Erregung versetzt werden, eine Verschmelzung zu einer einheitlichen Wahrnehmung erfolgen kann. Wir wissen nicht, worauf diese Erscheinung beruht, wir können uns jedoch

[1]) Vgl. hierzu u. a. *Ch. Wheatstone:* Philos. transactions. **2**. 384 (1838). — *Panum:* Physiol. Unters. über das Sehen mit zwei Augen. Schwersche Buchhandlung, Kiel 1858. — *Diaz-Caneja:* Arch. de oftalmol. hispano-americ. **22**. 297 (1922). — *H. v. Helmholtz:* Handbuch usw. l. c. 3. Aufl. **3**. 1910. — *E. Hering:* Beiträge zur Physiol. Engelmann, Leipzig 1861/64. — *P. Hoefer: Pflügers* Archiv. **115**. 483 (1906).

folgende Vorstellung von ihrem Zustandekommen machen. In Netzhaut *A* wird eine bestimmte Stelle *a* von einem Lichtstrahl getroffen. Nehmen wir an, daß im anderen Auge die Stelle *b* die korrespondierende sei. In ihrer Nachbarschaft wird eine Stelle *c* in Erregung versetzt. Der zentralen Retina der einen Hemisphäre gehen nun Erregungen zu, und zwar entsprechend denjenigen der peripheren Netzhautstellen. Die *a* entsprechende, erregte, zentrale Stelle bedingt an und für sich eine bestimmte Empfindung. Das gleiche ist der Fall, wenn in der *c* entsprechenden Stelle eine solche ausgelöst wird. Es müßten somit zwei getrennte Empfindungen zur Geltung kommen. Da das nun nicht der Fall zu sein braucht, vielmehr eine einheitliche Empfindung zustande kommen kann, so ist es naheliegend, anzunehmen, daß die Stellen *a* und *c* im kortikalen Zentrum in Beziehung zu einander treten, und es so zum Einfachsehen kommt. Voll befriedigen kann uns freilich eine solche Erklärung nicht. Wir müssen uns vorläufig mit der Tatsache abfinden, daß bei Reizung korrespondierender Netzhautstellen Gewähr für Einfachsehen mit beiden Augen gegeben ist, und zwar infolge des ganzen Aufbaues der Sehzentren — der peripher und zentral gelegenen — und der Sehbahn, daß jedoch auch dann, wenn disparate Netzhautstellen in Erregung versetzt werden, unter gewissen Bedingungen die zu erwartenden Doppelbilder zu einem einzigen Bild verschmolzen werden können. Es kann auch der Fall eintreten, daß zunächst erstere in Erscheinung treten, und dann erst Einfachsehen erfolgt. Dieser Vorgang kann dadurch bedingt sein, daß nachträglich beide Augen so eingestellt werden, daß korrespondierende Netzhautstellen getroffen werden. Es kann jedoch der Verschmelzungsakt auch bei bleibender Erregung von disparaten Netzhautstellen zentral bedingt sein. In dieser Hinsicht dürfte dem Umstande eine Bedeutung zukommen, daß, wie S. 215 ausgeführt, die von der Retina beider Augen ausgehenden Nervenbahnen in der Area striata auch dann Beziehungen zu je einer Nervenzelle in der inneren Körnerschicht aufnehmen, wenn es sich um Deckzellen handelt, d. h. mit anderen Worten: es findet die Verschmelzung zu einer einheitlichen Empfindung erst zentral statt. Dabei können nun unter Umständen Zellen zu einander in Beziehung treten und eine einheitliche Empfindung vermitteln, die vielleicht unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht in diesem Sinne zusammenwirken.

Bleiben wir bei der Vorstellung, daß vom Beginn der Entwicklung des Sehapparates an festgelegte Beziehungen zwischen bestimmten Netzhautelementen und solchen des Rindenzentrums — geknüpft durch die einzelnen Leitungsbahnen — vorhanden sind, dann bleibt noch die Frage offen, ob damit auch eine bestimmte funktionelle Topographie gegeben ist, d. h. mit anderen Worten: ist die Korrespondenz von Netzhautelementen und in entsprechender Weise von solchen des kortikalen Zentrums angeboren oder erworben? Diese außerordentlich interessante Fragestellung ist im Laufe der Zeit recht verschieden beantwortet worden. An und für sich wäre es denkbar, daß das Zusammenspiel bestimmter Elemente des gesamten Sehapparates — wir verstehen darunter die Einheit: Sinnesepithel — Netzhautganglienzellen — zugehöriger Neurit (frontale und okzipitale Bahn) und Zellen der Area striata — ein durch die gewohnheitsgemäße Zusammenarbeit erworbenes ist. An und für sich wahrscheinlicher erscheint uns allerdings eine angeborene gesetzmäßige Beziehung. Eine Entscheidung zwischen beiden Ansichten kann nur die objektive Forschung

geben. Sie zeitigte Ergebnisse, die wenigstens zum Teil durchaus im Sinne des Angeborenseins der erwähnten Korrespondenz sprechen. So konnte gezeigt werden [1]), daß diese auch Netzhautstellen in beiden Augen eignet, die beim gewöhnlichen binokularen Sehen nicht verwendet werden. Es sind dies jene Orte der Retina, von denen einfallende Lichtstrahlen durch die Nase fern gehalten werden.

Ein besonders interessantes und wichtiges Material zur Prüfung des erwähnten Problems bieten Personen, bei denen die Stellung der beiden Bulbi beim Sehen und damit der Gesichtslinien nicht die normale ist, und zwar infolge eines mehr oder weniger starken Versagens bestimmter (auch mehrerer) äußerer Augenmuskeln oder durch anormale Insertion von solchen am Augapfel. Man spricht von Schielen. Es gibt Formen, bei denen beide Augen ein gleich gutes Sehvermögen zeigen und andere, bei denen das nicht der Fall ist. Bei den letzteren findet sich keine festgelegte Zusammenarbeit beider Bulbi. Vielfach ist das Sehen monokular, und sofern es binokular ist, erweisen sich die Foveae beider Augen auch nach jahrelangem Bestehen des Schielens als Deckstellen. Anders liegen die Verhältnisse bei jenen Fällen von Schielen, bei denen die Gesichtslinien, da sie nicht parallel gerichtet werden können, einen bei den verschiedensten Sehrichtungen annähernd gleich großen Winkel einschließen (Konvergenz- oder Divergenzwinkel). Bei Personen, welche die erwähnte Art von Schielen zeigen, kann es nicht zur gleichzeitigen Abbildung von Objekten auf den beiden Foveae kommen, vielmehr wird dann, wenn das eine Auge ein solches fixiert, das Netzhautbild im zweiten Auge auf eine periphere Netzhautstelle fallen. Wir müßten nach der oben gegebenen Darstellung erwarten, daß Doppelbilder gesehen werden. Das ist jedoch nicht der Fall [2]). Sicher ist, daß jemand, bei dem die beiden Bulbi in normaler Weise in ihren Bewegungen assoziert sind, solche sehen würde, wenn seine Augen in jene Stellung gelangten, wie sie der Schielende aufweist. Müssen wir nun annehmen, daß sich beim Schielenden eine neue Korrespondenz herausbildet, und Netzhautstellen, bei deren Erregung unter gewöhnlichen Verhältnissen die Empfindung von Doppelbildern entstehen würde, sich im Laufe der Zeit umstellen und Einfachsehen vermitteln? Wäre das der Fall, dann müßten wir uns vorstellen, daß die Netzhautkorrespondenz etwas Erworbenes und nicht Angeborenes ist und vor allen Dingen nichts Unabänderliches darstellt. Es sei gleich eingefügt, daß Schielende, bei denen durch entsprechende Verlagerung der in Betracht kommenden Augenmuskeln in mehr oder weniger vollkommener Weise Parallelstellung der Augäpfel erreicht ist, vielfach zunächst Doppelbilder empfinden, wenn Deckstellen, z. B. die beiden Foveae, in Erregung versetzt werden. Dieser Zustand verliert sich allerdings zumeist rasch. Hängt die Erscheinung des postoperativen Doppelsehens damit zusammen, daß nach erfolgter Korrektur der Augenstellung, Stellen, die an und für sich Deckstellen darstellen, im Schielauge keine solchen sind, und infolgedessen eine Umstellung erforderlich ist? Alle diese Fragen sind schwerer zu beantworten, als es zunächst den Anschein hat. Es fällt an und für sich

[1]) *F. P. Fischer: Pflügers* Arch. **204**. 247 (1924). — [2]) Vgl. hierzu *Pickford:* Archiv f. physiol. Heilkunde. 590 (1842). — *Alfred Graefe:* Archiv f. Ophthalmol. **1**. (1). 82 (1854); **11**. (2). 1 (1868). — *Nagel:* Das Sehen mit zwei Augen und die Lehre von den identischen Netzhautstellen. Leipzig und Heidelberg 1861.

schwer, sich vorzustellen, daß das Zusammenwirken bestimmter Netzhautstellen in beiden Augen mit bestimmten Stellen des Rindenzentrums ganz verschieden geknüpft werden kann. Wir sind eher geneigt, eine ein für allemal festgelegte Beziehung anzunehmen. Der funktionellen Zusammengehörigkeit entspricht die morphologische. Wir dürfen jedoch unter keinen Umständen Tatsachen zurückstellen, um eine plausible Vorstellung unangetastet zu lassen, die sich nicht ohne weiteres mit einer ein für allemal festgelegten Beziehung zwischen dem einzelnen Netzhautelement und kortikalen Stellen in Einklang bringen lassen; wohl aber dürfen wir alle Möglichkeiten erschöpfen, die geeignet sind, das Einfachsehen der Schielenden zu erklären, ohne daß besondere Annahmen für eine Umstellung korrespondierender Stellen in der Netzhaut erforderlich sind.

Zunächst muß zum Ausdruck gebracht werden, daß wir in vielen Dingen auf die Auskunft der Schielenden angewiesen sind. Es handelt sich um Empfindungen, also um etwas Subjektives. Freilich vermögen wir in manchen Einzelheiten deren Angaben zu prüfen. Die einfachste Annahme ist die, daß der Schielende, wenigstens in manchen Fällen, bald das eine, bald das andere Auge zum Fixieren von Objekten verwendet, oder aber es wird das eine Auge an und für sich bevorzugt. Es gibt ohne Zweifel Fälle, bei denen das Einfachsehen auf der Ausschließung der Mitwirkung des anderen Auges für den zentralen Vorgang beruht. Es gibt Schielende, bei denen keine feste Beziehung der Korrespondenz zwischen dem Schielauge und dem anderen vorhanden ist. Neben der anormalen Korrespondenz findet sich auch die normale. Damit ist die Möglichkeit des Sehens von Doppelbildern von einem Auge aus gegeben [1]). Auch dann, wenn allem Anschein nach die anormale Korrespondenz eine Rolle spielt, stellt sie nach allen Feststellungen einen minderwertigen Ersatz für die normale dar. Das Schielauge wird in seiner Beteiligung an Wahrnehmungen zurückgedrängt. Es kommt zu zentralen Hemmungen und Ausschaltungen [2]). Die vom führenden Auge ausgehenden Erregungen übertönen die vom schielenden kommenden. Interessant ist, daß viele Schielende überhaupt nie eine anormale Korrespondenz aufweisen [3]). Alles in allem ergibt sich der Eindruck, daß die an Schielenden gemachten Erfahrungen eher für die Annahme fester, angeborener, morphologisch begründeter funktioneller Beziehungen zwischen bestimmten Sehelementen der peripheren Retina und Empfindungselementen der zentralen Retina als gegen eine solche sprechen. Der Umstand, daß die anormale Korrespondenz sich als unvollkommen und minderwertig erweist, ist in dieser Richtung von großer Bedeutung. Daß der Schielende nicht allgemein das eine Auge beim Sehakt einfach ausschaltet, bzw. von diesem aus keine

---

[1]) Vgl. hierzu *Javal:* Du strabisme. Thèse, Paris 1868; Manuel théoret. et prat. du strabisme. Masson, Paris 1896. Hier findet sich viel Literatur. — *A. Bielschowsky:* Arch. f. Ophthalmol. **46**. (1). 143 (1898). — *E. Storch:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. **39**. 775 (1901). — [2]) Vgl. hierzu insbesondere *A. Tschermak:* Arch. f. Ophth. **47**. 508 (1899). Hier findet sich viel Literatur. — Vgl. auch *F. B. Hofmann:* Ergebnisse der Physiol. *(Asher-Spiro)*. **1**. (2). 801 (1902). — Vgl. ferner die Ausführungen von *v. Kries* im Handbuch der physiol. Optik von *H. v. Helmholtz:* **3**. 472 ff. (1910). — [3]) Vgl. zu diesen wichtigen Problemen u. a.: *M. Sachs:* Arch. f. Ophthalm. **43**. 597 (1897); **48**. 443 (1899). — *Hering:* Deutsches Arch. f. klin. Med. **64**. 15 (1899). — *A. Bielschowsky:* Arch. f. Ophthalm. **50**. 406 (1900). — *A. Tschermak:* Ebenda. **47**. 508 (1899). — *Schlodtmann:* Ebenda. **51**. 256 (1901).

Empfindungen zur Auslösung kommen, beweist der folgende Versuch. Es wird vor das eine Auge ein Prisma z. B. mit der brechenden Kante nach oben oder unten gebracht. Nunmehr erkennt der Schielende, bei dem beide Augen Erregungen weitergeben, ebenso wie jemand mit normaler Bulbusstellung zwei übereinander stehende Doppelbilder des fixierten Objektes.

Wir dürfen bei der Beurteilung des Sehens von Schielenden nicht außer acht lassen, daß auch derjenige, der nach der Regel mit normaler Korrespondenz sieht, vielfach vorhandene Doppelbilder nicht wahrnimmt, ja, es hält bei vielen Personen geradezu schwer, ihre Wahrnehmung zu erzielen. Es sind deshalb besondere Versuche erdacht worden, um Doppelbilder in Erscheinung treten zu lassen. Spannt man z. B. eine in etwa Augenhöhe an einer Wand befestigte, starke, etwa zwei Meter lange Schnur gegen die Nasenwurzel und fixiert dann z. B. den an irgend eine Stelle derselben angelegten Zeigefinger, so nimmt man zwei Schnüre wahr. Sie scheinen sich an der betreffenden Stelle zu kreuzen. Besonders dann, wenn der Finger bewegt wird, wird die Wahrnehmung sehr deutlich. Viele Personen bedürfen keiner solchen Hilfsmittel, um im vorliegenden Falle die Schnur doppelt zu sehen, andere dagegen haben Mühe, die erwähnte Erscheinung zu erkennen.

Wir werden gleich erfahren, daß wir von den Deckstellen der Netzhäute aus die Lage jener Objektpunkte im Raume bestimmen können, von denen ausgehende Lichtstrahlen korrespondierende Stellen treffen und dadurch die Bedingung zu ihrem Einfachsehen schaffen. Daneben gibt es nun in der Regel Objekte, die auf disparaten Netzhautstellen zur Abbildung kommen. Somit müßten wir sehr häufig Doppelbilder wahrnehmen. Die Erfahrung zeigt uns jedoch, daß das nicht der Fall ist. Es kommt dies daher, daß wir unsere Aufmerksamkeit unwillkürlich dem fixierten Gegenstand zuwenden. Dessen Bild fällt auf die Foveae beider Augen, d. h. auf Deckstellen. Hinzu kommt noch, daß, wie wir S. 131 erfahren haben, periphere Netzhautstellen eine geringere Sehschärfe als die Makulagegend aufweisen. Es wird von ihnen aus ein undeutliches Bild vermittelt, das der Aufmerksamkeit leicht entgeht. Schließlich akkommodieren wir unwillkürlich auf die Ebene des fixierten Gegenstandes. Das hat zur Folge, daß die vor und hinter ihm gelegenen Objekte, die, wie wir S. 237 festgestellt haben, an und für sich zu Doppelbildern führen müßten, auf der Netzhaut in Zerstreuungskreisen zur Abbildung kommen. Wir erkennen aus diesen Darlegungen, daß nicht alles Geschehen in der Netzhaut sich unbedingt zentral in Form von bestimmten Lichtempfindungen auswirken muß. Es finden offenbar „Abblendungen“ statt. Der überragende Eindruck drängt andere so in den Hintergrund, daß er allein die Wahrnehmung beherrscht. Gewiß spielen bei allen diesen Erscheinungen zentrale Hemmungen eine bedeutsame Rolle.

Sehr interessant ist in bezug auf das Unwirksambleiben von Abbildungen auf der Retina der Umstand, daß wir z. B. beim Mikroskopieren auch dann, wenn beide Augen offen sind, nur jenes Bild wahrnehmen, dem wir unsere Aufmerksamkeit zuwenden [1]). Verschiedene Personen verhalten sich in dieser Hinsicht verschieden. Manche schließen das Auge, das nicht zum Sehen des mikroskopischen Bildes verwendet wird, weil

[1]) Vgl. hierzu *F. Best:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde. **44**. 493 (1906).

sie die vom anderen Auge vermittelten Eindrücke nicht ausschalten können. Viele lernen mit der Zeit „ganz von selbst", bei Offensein beider Augen ohne jede Störung zu mikroskopieren. Für Personen, die viel mit einem Auge sehen, ist es zumeist besonders schwierig, Doppelbilder zu erkennen.

Sicherlich spielt bei dem Zustandekommen bestimmter Lichtempfindungen ein Vorgang eine bedeutsame Rolle, den wir bereits S. 175 kennen gelernt haben, nämlich der Wettstreit der Sehfelder[1]). Er tritt dann ein, wenn auf Deckstellen zwei verschiedene Gegenstände zur Abbildung kommen. Vorausgeschickt sei die bedeutungsvolle Feststellung, daß dann, wenn einem Auge zwei verschieden starke Lichtreize dargeboten werden, eine Summation erfolgt. Sie wirken wie ein einziger, entsprechend stärkerer Reiz. Ein ganz anderes Verhalten zeigt sich nun, wenn ein Auge durch stärkeres und das andere durch schwächeres Licht gereizt wird. Es findet keine Summation der Reize statt, vielmehr wechselt die einheitliche Empfindung innerhalb eines Gebietes, das von der größeren Helligkeit des helleren Eindruckes bis zur geringeren des dunkleren reicht. Es hat, mit anderen Worten, jedes Auge einen wechselnden Anteil am binokularen Erfolg, nämlich der Empfindung. Es sei in dieser Hinsicht auch auf die auf Taf. VIII wiedergegebenen stereoskopischen Bilder verwiesen. Der Wettstreit der Sehfelder ist in mannigfacher Hinsicht von Interesse. Er zeigt uns, daß den beiden korrespondierenden Netzhautstellen eine gewisse Selbständigkeit zukommt. Erwähnt sei noch, daß es unter geeigneten Bedingungen vielen Personen auch gelingt, binokular Farben zu mischen. Es entsteht dann der einheitliche Eindruck der betreffenden Mischfarbe[2]). Eine ganze Reihe von Erklärungsversuchen hat die Erscheinung des sog. stereoskopischen Glanzes hervorgerufen[3]). Betrachtet man die Abb. 117 und 118 stereoskopisch, dann erscheinen die Flächen, in denen Schwarz und Weiß zur Deckung kommen, glänzend. Nun kann man auch monokular Glanz wahrnehmen. Die beiden Stereoskopbilder haben offenbar die gleiche Wirkung, wie sie auch sonst glänzende Körper hervorbringen. Glanz entsteht nämlich dadurch, daß Licht an verschiedenen Flächen nach verschiedenen Richtungen reflektiert wird. Es erscheint dann den beiden Augen die gleiche Fläche, weil sie verschiedene Lagen im Raume besitzen, verschieden hell. Dadurch wird ein Wettstreit ausgelöst, d. h. bald ist der helle, bald der dunkle Eindruck überwiegend.

Man hat den geometrischen Ort aller Gegenstände, die bei bestimmter Augenstellung auf korrespondierenden Netzhautstellen zur Abbildung ge-

[1]) *H. Meyer:* Arch. f. Ophth. **2**. (2). 77 (1855). — *Panum:* Phys. Untersuch. über das Sehen mit zwei Augen. Schwerssche Buchhdl., Kiel 1858. — *Th. Fechner:* Bericht der sächs. Gesellsch. d. Wissensch. **7**. 337 (1860). — Vgl. ferner *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **3**. 402 ff. — *E. Hering:* Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. Wilhelm Engelmann, Leipzig. 3. u. 4. Liefg. 1911. — Vgl. ferner die S. 175 zitierte Literatur. — *Sh. Dawson:* Brit. j. of psychol. **8**. 510 (1917); **9**. 1 (1917). — *Roelofs* und *Zeemann:* Arch. f. Ophthalm. **99**. 79 (1919). — *De Vries* und *Washburn:* Americ. j. of psychol. **20**. 131 (1909). — [2]) Vgl. hierzu *Schenck:* Sitzungsbericht d. physikal.-med. Gesellschaft zu Würzburg. 1898. — *Stirling:* J. of physiol. **23**. 27 (1901). — *J. v. Kries* im Handbuch der physiol. Optik (von *H. v. Helmholtz*). l. c. **3**. 430. — [3]) *H. W. Dove: Poggendorff's* Ann. **83**. 169 (1850); **101**. 147 (1857); **114**. 165 (1861); Philosoph. mag. (4). **4**. 241 (1850). — *J. J. Oppel:* Jahresber. d. Frankfurter Vereines. 52 (1853/54); 33 (1854/55). — *Paalzow:* Berliner Monatsber. 435 (1857). — *W. Wundt: Poggendorff's* Ann. **116**. 627 (1862). — Vgl. auch *F. Kiesow:* Arch. f. Psychol. **43**. 1 (1922).

langen und infolgedessen einfach gesehen werden, Horopter genannt[1]). Er ist für verschiedene Augenstellungen verschieden. Man kann ihn sich von den Deckstellen der Netzhäute beider Augen aus konstruiert denken, indem man von ihnen die Richtungsstrahlen ausgehen läßt und ihre Schnittpunkte feststellt.

Abb. 117.

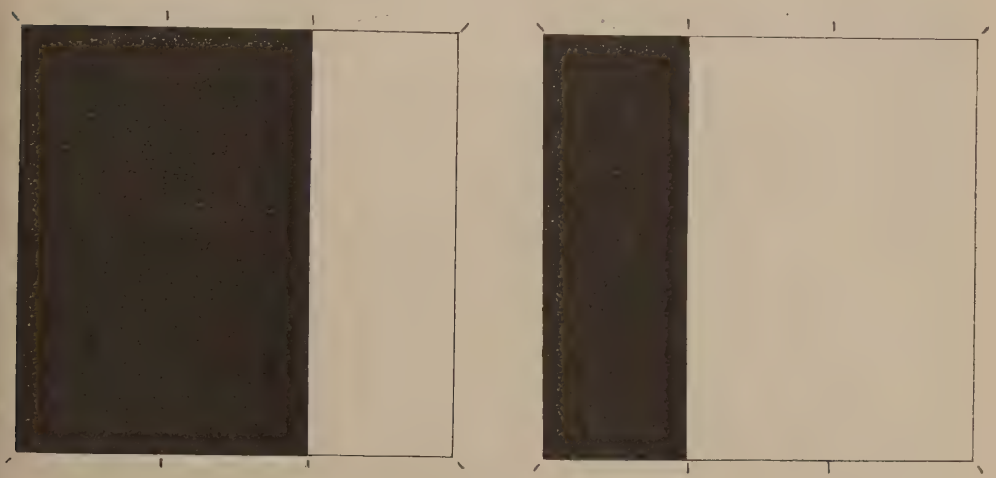
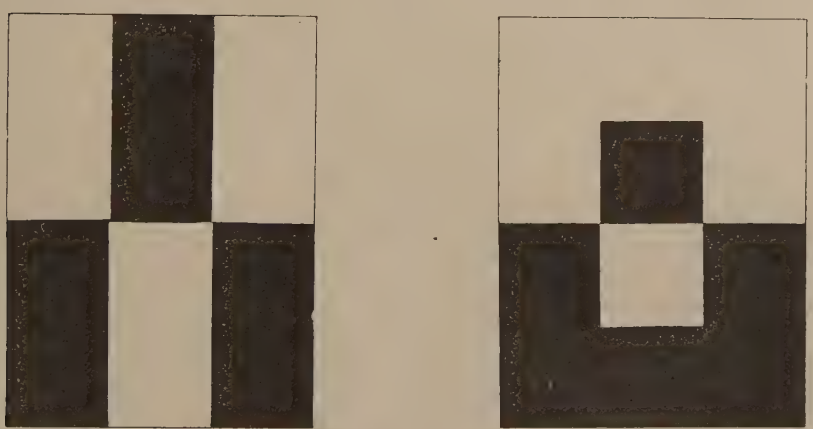


Abb. 118.

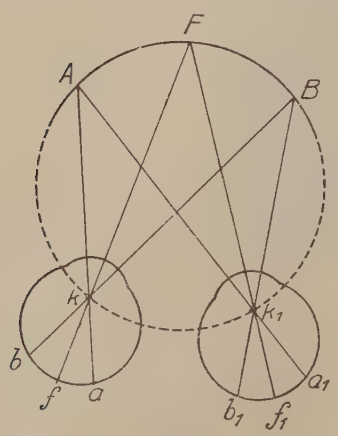


Als Horopter ergibt sich unter bestimmten Voraussetzungen[2]) für symmetrische Konvergenz der Gesichtslinien beider Augen ein Kreis, der durch den Fixierpunkt F und in seiner außerhalb des binokularen

[1]) *Johannes Müller:* Beiträge zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig 1826. — Vgl. auch *G. U. A. Vieth: Gilberts* Ann. 58. 233 (1818); Abdruck in: Zentral-Ztg. f. Optik u. Mechanik. **44**. 216 (1923). — [2]) Vgl. hierzu *F. B. Hofmann:* Die Lehre vom Raumsinn des Auges. l. c. 2. Teil. 225 (1925).

Gesichtsfeldes gelegenen Fortsetzung durch die Knotenpunkte K und K_1 beider Augen geht. Vergleiche hierzu Abb. 119. Punkte, wie z. B. A, B und F, die in der Peripherie des erwähnten Horopterkreises liegen, bilden sich auf korrespondierenden Netzhautstellen $a\ a_1$, $b\ b_1$, $f\ f_1$ ab. Punkte, die sich vor oder hinter jenen befinden, entwerfen ihre Bilder auf disparate Netzhautstellen. Liegen diese auf dem gleichen Querschnitt [1]), dann spricht man von querdisparaten Stellen. Der erwähnte Horopterkreis wird durch eine im Fixierpunkt auf seine Kreisfläche senkrecht stehende Linie, deren Punkte sich in beiden Augen um den gleichen Winkel nach oben oder unten von der Fovea abbilden, vervollständigt [2]). Punkte, die einer auf dem Horopterkreis neben dem Fixierpunkt errichteten Senkrechten angehören, bilden sich, weil sie von beiden Augen verschieden weit entfernt sind, in diesen ungleich hoch ab. Sie liegen auf gleichen „Längsschnitten", jedoch in verschiedener Höhe. Man nennt solche Lagen der Bildpunkte auf den beiden Netzhäuten längsdisparate Stellen.

Abb. 119.



Der Konstruktion des Horopters für andere Augenstellungen wollen wir hier nicht nachgehen [3]). Einerseits müßten wir, um ein volles Verständnis dafür zu wecken, weit ausholen, und andererseits hat ihre Kenntnis nur beschränkten Wert für die Erfassung des Sehvorganges und die mit ihm in Zusammenhang stehenden Erscheinungen.

Die Feststellung, daß zu bestimmten Augenstellungen ein bestimmter Horopter gehört und vor allen Dingen der Befund von funktionell einheitlich zusammenarbeitenden Netzhautstellen, von denen aus je eine identische Sehrichtung festgelegt ist, führt uns ganz von selbst zu der Frage, auf welche Art und Weise Gewähr dafür geleistet ist, daß bei den Bewegungen der beiden Bulbi die beiden Netzhäute stets in eine solche Lage gebracht werden, daß der von einem leuchtenden Punkt ausgehende Lichtstrahl Deckstellen trifft. Die Erfahrung lehrt uns ohne weiteres, daß wir trotz mannigfacher Veränderung der Blickrichtung dennoch keine Störungen durch das Auftreten von Doppelbildern erleiden. Fixieren wir einen Gegenstand, und verschieben wir diesen, dann folgen unsere Bulbi dem Lagewechsel, wobei immer wieder die Abbildung in beiden Foveae zustande kommt. Das setzt

[1]) Man bezeichnet jene Reihen von Netzhautstellen, deren Reizung die Empfindung eines geraden vertikalen Striches auslöst, als die Längsschnitte der Netzhaut, und jene Reihen, deren Erregung die Empfindung eines horizontalen Striches bedingt, als die Querschnitte der Netzhaut. Vgl. hierzu *F. B. Hofmann:* l. c. 219. — [2]) *Prévost: Poggendorff's* Ann. **62**. 548 (1843). — [3]) Vgl. hierzu *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **3**. 347 ff.; Arch. f. Ophthal. **9**. (2). 255 (1865). — *E. Hering:* Beiträge z. Physiol. Engelmann, Leipzig 1861/64. — *O. Zoth* im Handbuch der Physiologie des Menschen (herausgeg. v. W. Nagel). **3**. 404 (1905). — *A. Tschermak* u. *Kiribuchi: Pflügers* Arch. **81**. 328 (1900).

voraus, daß die beiden Augen nicht nur eine sensorische, sondern auch eine motorische Einheit darstellen. Die Einrichtungen, die die letztere bedingen, wollen wir nunmehr kennen lernen. Wir begeben uns mit der Darstellung des Zusammenwirkens der äußeren Augenmuskeln beider Bulbi zu einem der interessantesten Gebiete der ganzen Lehre von Organfunktionen.

Betrachten wir zunächst ganz kurz die anatomischen Verhältnisse! Der Augapfel ist in Hinsicht auf seine Lageveränderungen mit einem Gelenkkopf verglichen worden und die mit Fett ausgepolsterte Augenhöhle mit einer Gelenkpfanne. Seine Bewegungen entsprechen denen eines Kugelgelenkes, d. h. es sind um zahllose Achsen solche möglich, jedoch sind sie durch mancherlei Einrichtungen ganz wesentlich eingeschränkt. Einmal bedingt der Nervus opticus gewisse Einschränkungen der Bewegungsfreiheit des Bulbus. Dazu kommen seine Aufhängebänder und vor allem auch die an ihn sich ansetzenden Muskeln. Die vier geraden Augenmuskeln ziehen den Bulbus nach hinten gegen das Fettpolster, das den aponeurotischen Trichter der *Tenon*schen Kapsel[1]) auspolstert. Die beiden schiefen Augenmuskeln dagegen bewirken mit einer Komponente ihres Einflusses auf die Stellung des Bulbus einen Zug nach vorne. Eine gewisse, jedoch geringe Wirkung auf die Lage des Augapfels üben ferner die Augenlider aus. Die knöcherne Augenhöhle hat die Gestalt eines Kegels, dessen Spitze ihren hinteren Teil einnimmt. Die nasalen Wände der Orbita verlaufen einander annähernd parallel, während die lateralen nach vorne auseinander weichen. Dementsprechend divergieren auch die Achsen beider Augenhöhlen nach vorne um etwa 24—30°.

Es lassen sich an den Bulbi zwei Arten von Bewegungen unterscheiden. Einmal Translationsbewegungen und dann Drehbewegungen. Beide können auch vereinigt sein. Die ersteren spielen beim Sehvorgang kaum eine Rolle. Sie bedingen nur geringfügige Bewegungen des Bulbus nach vorn bzw. hinten. Schon die wechselnde Blutfülle im retrobulbären Gewebe wirkt sich in kleinen Vor- und Rückwärtsbewegungen der Augäpfel aus. Man kann pulsatorische Lageveränderungen an ihnen feststellen. Translationsbewegungen sind auch beim Übergang der Ferneinstellung der Bulbi zur Fixierung eines dem Auge nahen, vor dem einen Auge befindlichen Gegenstandes beobachtet worden und ferner bei Erweiterung und Verengerung der Lidspalte. Auch bei den Drehbewegungen der Augäpfel machen sich in geringem Umfang Translationsbewegungen geltend. Mit den letzteren gehen auch geringfügige seitliche Verschiebungen der Bulbi und Senkungen einher[2, 3]).

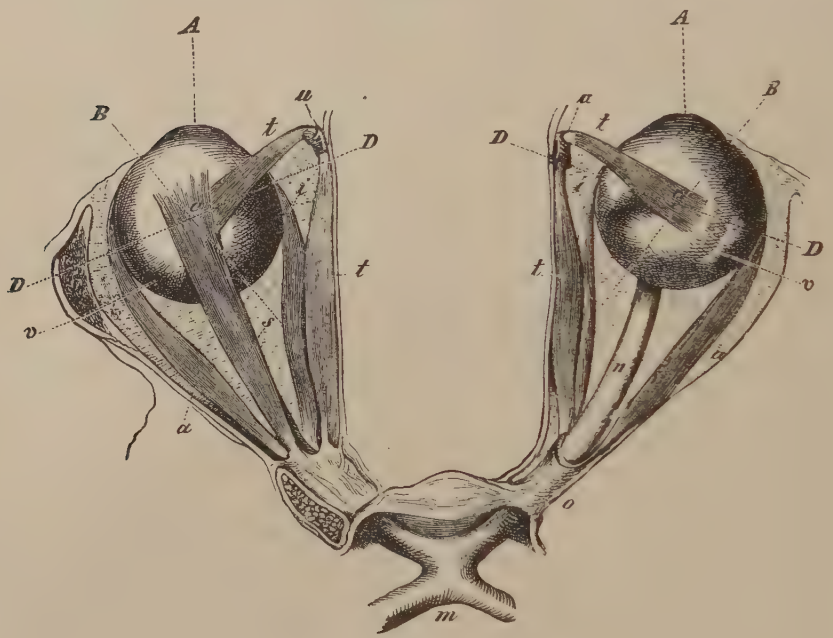
Von viel größerer Bedeutung für den Sehvorgang sind die Drehbewegungen der Augen; ermöglichen sie doch bei unbewegtem Kopf die Erfassung eines viel größeren Umfanges des Raumes als es bei ruhenden Bulbi möglich ist. Sie erfolgen durch Einwirkungen von Seiten bestimmter

---

[1]) Vgl. *Motais:* Anatomie de l'appareil moteur de l'oeil. Paris 1887. — *Maddox:* Die Motilitätsstörungen des Auges (übersetzt von *W. Asher*), Leipzig 1902. — [2]) Vgl. hierzu *J. J. Müller:* Arch. f. Ophthal. **14**. (3). 183 (1868). — *F. C. Donders:* Arch. f. Ophthal. **17**. (1). 80 (1871). — *E. Berlin:* Ebenda. **17**. (2). 154 (1874). — *A. Tuyl:* Ebenda. **52**. 233 (1901). — *A. Gutmann:* Z. f. Augenheilkd. **31**. 109 (1914). — [3]) Über die Bedeutung der glatten Muskulatur für die Lage der Bulbi in der Augenhöhle. Vgl. Physiologie I, Vorlesung 10.

Muskeln, die von der Orbitalwand ausgehend sich am Bulbus ansetzen. Ihre Wirkungsweise ergibt sich aus ihrer Zugwirkung und der Lage des Drehpunktes des Bulbus. Maßgebend sind ferner noch die Widerstände, die sich den einzelnen Bewegungen entgegenstellen. Vergleiche zu der folgenden Darstellung der Funktion der äußeren Augenmuskeln Abb. 120[1]). Es sind deren sechs. Wir unterscheiden einen inneren (*i* in Abb. 120) und äußeren *(a)* geraden Augenmuskel, Musculus rectus internus (medialis) und externus (lateralis). Beide nehmen ihren Ursprung am Umfang des Foramen opticum in der Spitze der Augenhöhle. Sie inserieren an der inneren bzw. äußeren Seite des Bulbus. Der Rectus internus ist von allen Augenmuskeln der mächtigste. Ihm nahe steht, was die Masse

Abb. 120.



anbetrifft, der Rectus externus. Einen geraden Verlauf zeigen auch der Musculus rectus superior und inferior (in Abb. 120 ist der erstere rechts weggenommen, links ist er mit *s* bezeichnet). Auch diese beiden Muskel entspringen am Foramen opticum. Ihre Anheftungsstelle am Bulbus liegt an seiner oberen bzw. unteren Seite. Während die ersteren beiden Muskeln den Bulbus um seine vertikale Achse drehen, liegt die Achse für die beiden letzteren horizontal, und zwar verläuft sie etwas von vorn, von der Nasenseite her, nach hinten nach der Schläfenseite zu (vgl. *D D* in Abb. 120).

Nicht so einfach und übersichtlich liegen die Verhältnisse bei den beiden schiefen Augenmuskeln. Ihre ganze Wirkungsweise wird jedoch

[1]) Entnommen: *H. v. Helmholtz:* Handb. d. phys. Optik. l. c. 3. Aufl. **1.** 33 (1909).

sofort verständlich, wenn wir einerseits den Verlauf der beiden Muskeln und ihren Ansatzpunkt am Bulbus in bezug auf dessen Lage zu seinem Drehpunkt betrachten. Der Ansatz erfolgt nämlich bei beiden hinter diesem. Der Musculus obliquus superior (*t* in Abb. 120) entspringt vom Rande des Foramen opticum. Er zieht an der inneren Seite der Augenhöhle entlang zunächst ganz gerade nach vorne, um dann beim Durchtritt durch eine Schleife, genannt Trochlea *(u)*, die am oberen, vorderen Rande der Orbita befestigt ist, umzubiegen. Bei *C* erfolgt die Insertion der Sehne an der oberen Fläche des Bulbus. Die Richtung der Sehne und ihr Ansatz am Augapfel sind maßgebend für die Wirkung des oberen schiefen Augenmuskels. Der Musculus obliquus inferior (er ist in der Abb. 120 nicht sichtbar) hat seinen Ursprung am vorderen, inneren Umfang der Orbita. Er zieht unter dem Bulbus nach der Schläfenseite hinüber und inseriert an seinem äußeren, hinteren Umfang (*v* in Abbildung 120). *B* stellt die Drehachse für die beiden schiefen Augenmuskeln

Abb. 121.

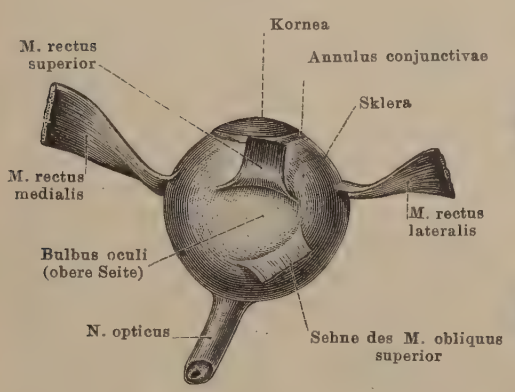
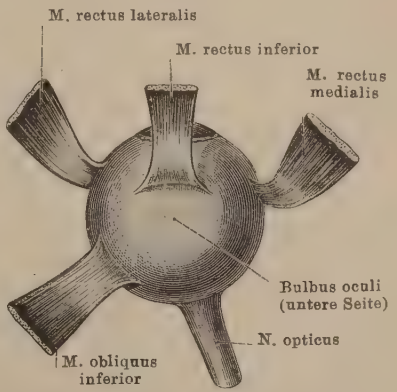


Abb. 122.



dar. Sie verläuft horizontal von außen und vorn nach innen und hinten Sehr übersichtlich sind die Ansatzstellen der einzelnen Augenmuskeln in den Abb. 121 und 122[1]) wiedergegeben. Es sind die Muskelstümpfe vom Augapfel abgehoben und umgelegt.

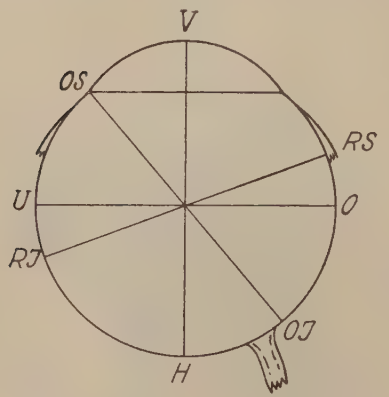
In Abb. 123[2]), S. 250, sind die gleichen Drehachsen, wie sie in Abb. 120 dargestellt sind, wiedergegeben, und zwar für das von oben gesehene linke bzw. für das von unten gesehene rechte Auge. Wir erkennen, daß die Achsen sich in einem Punkte schneiden. Es ist dies der Drehpunkt des Auges. Er liegt im emmetropen Auge etwa 13·5 *mm* hinter dem Hornhautscheitel (1·3 *mm* hinter dem Mittelpunkt des Bulbus)[3]). Man bezeichnet die

---

[1]) Entnommen: *Carl Toldt:* Anatomischer Atlas. 12. Aufl., **3**. 912. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1923. — [2]) Entnommen: *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **3**. 46. — [3]) *Donders* u. *Doijer:* Derde jaarlijksch Verslag betr. het neerl. Gasthuis voor Ooglijders. Utrecht 1862. — *A. W. Volkmann:* Ber. der math.-naturw. Kl. der sächs. Gesellsch. d. Wissensch. zu Leipzig. **21**. 28 (1869). — *J. J. Müller:* Arch. f. Ophthal. **14**. (3). 183 (1868). — *E. Berlin:* Ebenda. **17**. (2). 154 (1871). — *W. Koster:* Arch. néerl. d. sc. exact. et natur. **30**. 370 (1896). — *Brennecke:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde. **2**. 227 (1922). — *S. G. Gorge, Toren* u. *Lowell:* Americ. j. of ophthal. **6**. (3). 833 (1923).

Verbindungslinie des angeblickten Punktes mit dem Drehpunkt des Auges als Blicklinie. Sie deckt sich weder mit der optischen Achse noch mit der Gesichtslinie des Auges. Es sind jedoch die Abweichungen nicht groß. Abb. 123 stellt einen horizontalen Querschnitt des Auges dar. OS bedeutet Obliquus superior, OJ Obliquus inferior, RS Rectus superior und RJ Rectus inferior — gemeint ist dabei nicht der Ansatz der betreffenden Muskeln am Bulbus, sondern ihre Wirkung an der betreffenden Drehachse. OU bedeutet die Horizontalachse für die Bewegungen nach oben und unten. Die Achse für den Rectus internus und externus steht im Kreuzungspunkt der in Abb. 123 eingezeichneten Achsen auf der Zeichenebene senkrecht. V und H stellen den vorderen und hinteren Augenpol dar. Durch beide Pole verläuft die optische Achse. Denkt man sich den Bulbus als Kugel, dann können Kreise um ihn gezogen werden. Man nennt von den größten dieser Kreise denjenigen, der senkrecht zur optischen Achse verläuft, Äquator. Diejenigen, die durch die optische Achse gehen, bezeichnet man als Meridiane. Von diesen wird der horizontale und der vertikale besonders gekennzeichnet.

Abb. 123.



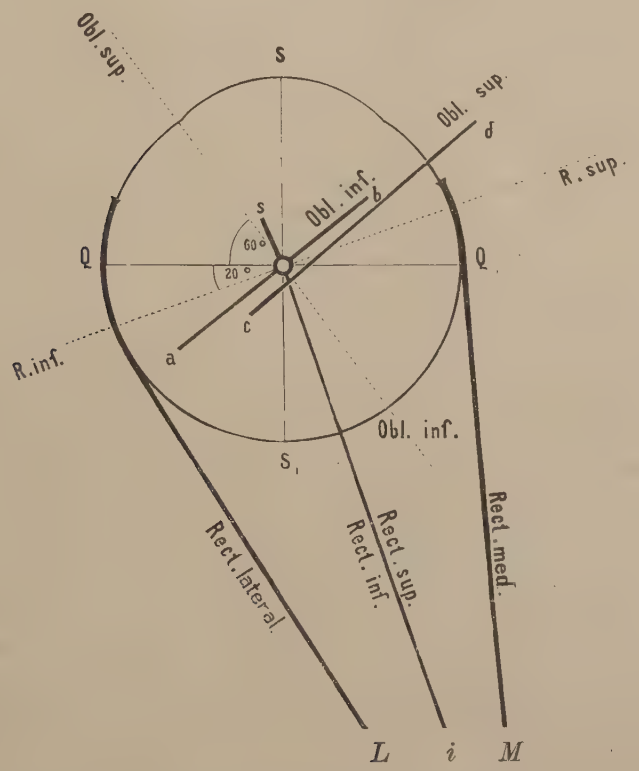
Der angedeutete Verlauf der Drehachsen zeigt uns, daß die anatomische Lage und die dieser entsprechende Bezeichnung nicht ohne weiteres die Wirkung der einzelnen Augenmuskeln erkennen läßt. Zunächst ist hervorzuheben, daß die sechs äußeren Augenmuskeln drei Paare bilden, von denen jedes entgegengesetzte Wirkungen zeigt, d. h. wir können von Antagonistenpaaren sprechen: Rectus medialis — Rectus lateralis; Rectus superior — Rectus inferior; Obliquus superior — Obliquus inferior. Während die Drehachse, die für die beiden zuerst genannten Muskeln in Frage kommt, mit der Medianebene den Winkel Null einschließt, bilden diejenigen der übrigen Muskeln mit ihr Winkel von bestimmter Größe.

Für die einzelnen Muskeln ergeben sich nach Zugrichtung, Ansatz am Bulbus — vor oder hinter dem Drehpunkt — und nach Lage der Drehachse —, wobei keine Rücksicht auf vorhandene, bei einzelnen Bewegungen sich diesen entgegenstellende Widerstände genommen ist — die folgenden Wirkungen[1]): Rectus medialis und lateralis drehen den Bulbus fast genau nach innen bzw. nach außen. Vgl. hierzu in Abb. 124[2]) die Zugrichtung für beide Muskeln. QL stellt diejenige für den Rectus lateralis und Q_1M jene für den Rectus medialis dar. Die Drehachse steht im Drehpunkt O senkrecht zur Ebene der Zeichenfläche. Sie fällt mit der vertikalen Achse

[1]) Vgl. hierzu *A. Fick:* Z. f. rat. Medizin. N. F. **4**. 101 (1854). — *Th. Ruete:* Ein neues Ophthalmotrop. Leipzig 1857. — *A. W. Volkmann:* Ber. der sächs. Ges. der Wissensch., math.-naturw. Kl. **21**. 28 (1869). — Vgl. hierzu auch die ausführliche Darstellung von *O. Zoth* in *Nagels* Handbuch der Physiol. **3**. 287 ff. (1905). — [2]) Entnommen: *R. Rosemann: Landois* Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 18. Aufl. S. 812. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1923.

des Bulbus zusammen. Beim M. rectus superior und inferior liegen die Verhältnisse wie folgt. Die Drehachse liegt für beide in der horizontalen Trennungsebene des Bulbus (diese ist durch die Sehachse und die transversale Achse des Augapfels bestimmt und trennt diesen in eine obere und untere Hälfte). Wie aus der Abb. 124 und dem oben Gesagten hervorgeht, bildet diese mit der Querachse einen Winkel (von etwa 20°). Die Zugrichtung beider Muskeln gibt die Linien *s i* wieder. Kontrahiert sich der Rectus superior, dann bewegt sich der Bulbus nach oben und

Abb. 124.



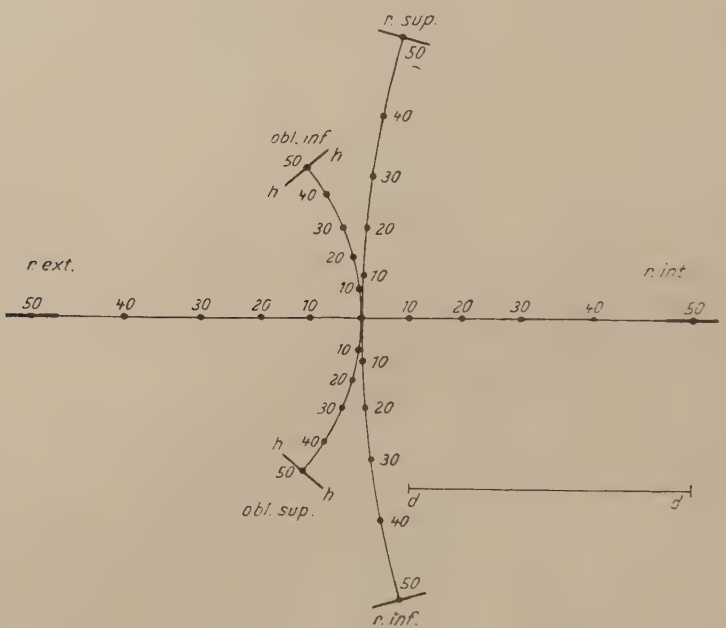
zugleich etwas nach innen. Der R. inferior weist bei seiner Wirkung die gleiche Komponente nach innen auf, gleichzeitig bewegt er den Augapfel nach unten. Weder der erstere noch der letztere Muskel vermag somit diesen gerade auf- bzw. abwärts zu bewegen. Für die beiden schiefen Augenmuskeln liegt die Drehachse ebenfalls[1]) in der horizontalen Trennungsebene des Bulbus. Mit der Querachse bildet sie einen Winkel von

[1]) In Wirklichkeit geht die Drehachse des M. obliquus inferior, sofern man sie rein „anatomisch" nach dem Verlauf des Muskels usw. festlegt, von vorn außen oben nach hinten innen unten. Sie bildet mit der Horizontalebene einen Winkel von etwa 6°, mit der Sagittalebene einen solchen von etwa 39° und mit der Frontalebene einen Winkel von etwa 39½°. Von diesem Gesichtspunkte aus würden die M. obliqui keine Antagonisten darstellen.

etwa 60°. In der Abb. 124 ist die Zugrichtung für den M. obliquus superior durch die Linie *c d* und für den inferior durch *a b* wiedergegeben. Beide Muskeln bewegen den Bulbus etwas nach außen. Der Obliquus superior zieht ihn zugleich nach unten und der inferior nach oben (vgl. den Angriffspunkt beider Muskeln hinter dem Drehpunkt des Bulbus).

Aus Abb. 125[1]) erkennt man die Bahnen, in denen sich die Blicklinien bewegen, wenn sich je ein bestimmter Muskel betätigt[2]). Sie ist, wie folgt, zustande gekommen gedacht. Die Blicklinie zeichnet mit ihrem

Abb. 125.



äußeren Ende auf einer um den Abstand *d d* vom Auge entfernten ebenen Fläche ihre Bewegungen auf, und zwar gilt die Darstellung für das linke

[1]) Entnommen: *E. Hering: Hermanns* Handbuch der Physiologie. 1880. — [2]) Wir vernachlässigen mit Absicht, um die Beziehungen der einzelnen Muskeln zu bestimmten Augenbewegungen dem Verständnis nahe zu bringen, den Umstand, daß weder die Festlegung der einzelnen Drehachsen als für Antagonistenpaare gemeinsame, noch die Annahme, daß sie in einer Ebene liegen, ganz zutreffend ist. Es bestimmt uns hierzu nicht nur das Bestreben, die Grundzüge der Muskelwirkungen klarzulegen und uns nicht in Einzelheiten zu verlieren, sondern auch der Umstand, daß sich ohne Zweifel die bei den Muskelaktionen einstellenden Verhältnisse nicht einfach an Hand anatomischer Präparate feststellen lassen. Es kommt in jedem Einzelfall auf die Bedingungen an, unter denen ein Muskel seine Wirkung entfaltet. Bedeutungsvoll ist die Entscheidung der Frage, ob die einzelnen Muskelpaare wirkliche Antagonisten darstellen oder aber nur zum Teil gegensätzliche, sich völlig entsprechende Wirkungen ausüben. Ferner interessiert uns die Frage, ob es Bewegungen der Bulbi gibt, bei denen wirklich nur ein Muskel in Tätigkeit versetzt wird. Wir werden später erfahren, daß bei der Innervation eines Muskels stets auch der Antagonist beeinflußt und sein Tonus verändert wird. Vgl. hierzu die Ausführungen von *F. B. Hofmann:* Die Lehre vom Raumsinn. l. c. 286 ff.

Auge. Die für die einzelne Bahn maßgebenden Muskeln sind in der Abbildung eingetragen. Die Zahlen an jeder davon geben an, um wieviel die Blicklinie bei einer Drehung des Auges um je 10° auf der ebenen Fläche vorwärts gerückt ist. Die am Ende jeder Blickbahn angebrachten Linien stellen die Lage des horizontalen Netzhautmeridians am Ende der Bewegung dar. Die Länge jeder Bahn entspricht einer Drehung des Auges um 50°.

Um den Augenbewegungen besser folgen zu können, wollen wir eine bestimmte Bulbusstellung als Ausgangspunkt wählen. Es ist dies diejenige, bei der in die Ferne geblickt wird, und die Blicklinien beider Augen parallel geradeaus gerichtet sind. Wir können diese Stellung, wie folgt, genau kennzeichnen. Wir stellen uns vor, daß im Orbitalraum ein ein für allemal feststehendes Achsensystem errichtet sei, und zwar sollen sich die vertikale, die transversale und sagittale Achse im Drehpunkt des Bulbus schneiden. Ein ebensolches Koordinatensystem denken wir uns durch den Bulbus gelegt. Wir haben ein solches bereits bei der Besprechung der Drehachsen kennen gelernt und vernommen, daß nur die eine davon sich mit einer Bulbusachse deckt. Es ist dies die vertikale Drehachse, um welche die Seitenwendungen des Bulbus erfolgen. Bei ruhendem Bulbus — d. h. beim Blick geradeaus in die Ferne (bei aufrechter Kopfhaltung) — fallen seine drei Achsen mit den entsprechenden der Orbita zusammen. Man hat diese Bulbusstellung Primärstellung genannt. Erfolgt von dieser Ausgangsstellung aus eine reine Seitenwendung, dann bleibt die vertikale Bulbusachse, die zugleich Drehachse ist, mit der vertikalen Orbitaachse in Deckung, während die beiden übrigen Achsen des Bulbus mit den entsprechenden der Orbita bestimmte Winkel bilden. Ihre Größe ist von dem Grade der Seitenwendung abhängig. Wir nennen die vom Bulbus eingenommene Stellung eine sekundäre. An ihrem Zustandekommen ist im erwähnten Falle nur ein bestimmter Muskel beteiligt, und zwar der Rectus medialis oder lateralis. Wir kennen noch eine Sekundärstellung des Bulbus. Sie kommt dann zustande, wenn der Bulbus um seine Querachse nach oben oder unten gedreht wird (Heben oder Senken des Blickes). Aus der Betrachtung der oben erwähnten Wirkungen der in Frage kommenden Muskeln (für die Hebung: M. rectus superior und obliquus inferior und für die Senkung Rectus inferior und Obliquus superior) erhellt ohne weiteres, daß die erwähnte Sekundärstellung[1]) nur durch das Zusammenwirken von zwei Muskeln zustande kommen kann. Es muß die nach innen wirkende Zugkomponente der beiden in Frage kommenden Recti und die nach außen wirkende der beiden Obliqui ausgeglichen werden. Rectus superior und Obliquus inferior können in geeignetem Zusammenwirken den Bulbus gerade aufwärts bewegen, und Rectus inferior und Obliquus superior bewirken zusammen seine Bewegung gerade abwärts.

Nun besteht noch die Möglichkeit ungezählter Bewegungen der Bulbi, wobei keine der Achsen des einzelnen Bulbus mit denen der Orbita in

[1]) Ist das Auge sehr stark nach innen gewendet, so kommt — durch den Verlauf der Augenmuskeln bedingt — bei der Hebung des Auges mehr und mehr nur der M. obliquus inferior in Betracht und bei der Senkung der M. obliquus superior. Bei starker Auswärtswendung des Bulbus bewirkt der Rectus superior sein Heben und der Rectus inferior sein Senken.

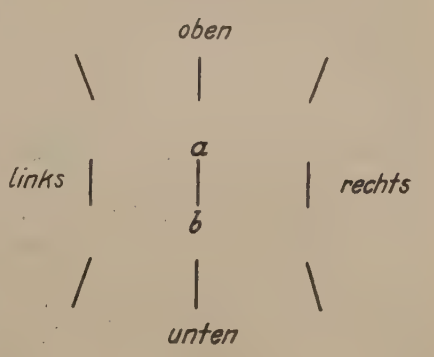
Deckung bleibt. Die sich dabei ausbildenden Stellungen der Bulbi hat man Tertiärstellungen genannt. Es werden dabei — als Ausgangsstellung ist die Primärstellung des Auges gedacht — drei verschiedene Muskeln verwendet, nämlich für Ein- und Aufwärtsbewegungen Rectus medialis, Rectus superior und Obliquus inferior, für Ein- und Abwärtsbewegungen R. medialis, R. inferior und O. superior, für Aus- und Aufwärtsbewegungen R. lateralis, R. superior und O. inferior und für Aus- und Abwärtsbewegungen R. lateralis, R. inferior und O. superior.

Wir wollen uns nun des Umstandes erinnern, daß beide Bulbi in ihrer Eigenschaft als Vermittler von Erregungen, die zentral Lichtempfindungen auslösen, als eine „sensorische" Einheit zu betrachten sind. Nur von dieser Vorstellung aus läßt sich das binokulare Einfachsehen begreifen. Betrachten wir nunmehr von diesem Gesichtspunkte aus die Augenbewegungen. Wir können uns ohne weiteres vorstellen, daß in der Primärstellung Objekte, sofern sie dem ihr entsprechenden Horopter angehören, in beiden Netzhäuten auf Deckstellen zur Abbildung kommen, wodurch die Voraussetzung für das Einfachsehen gegeben ist. Es sei an das imaginäre Mittelauge erinnert! Vgl. hierzu S. 237. Es bereitet ferner keine Schwierigkeit, sich vorzustellen, daß beim Übergang der Bulbi in Sekundärstellungen diese so einheitlich geführt werden, daß bei jedem Grade der Seitenwendung oder reiner Senkung oder Hebung der Augäpfel in jedem Augenblick die Lage der Retinae so festgelegt ist, daß wiederum Objekte, die fixiert werden, auf Deckstellen, d. h. in den Foveae zur Abbildung kommen. Es setzt dies voraus, daß die in Frage kommenden Muskeln in fein abgestimmter Weise genau gleich stark innerviert werden und entsprechend die gleichen Bewegungen zur Ausführung kommen. Das ist nun in der Tat der Fall. Beide Bulbi bilden in dieser Hinsicht eine motorische Einheit.

Es bleibt nun noch das Problem der Übereinstimmung der Tertiärstellungen mit der Forderung des binokularen Einfachsehens. Die genaue Analyse des Zustandekommens solcher Stellungen hat zunächst die bedeutungsvolle Tatsache ergeben, daß von den unendlich vielen Bewegungsmöglichkeiten, die zu diesen führen können, in der Regel nur ganz wenige zur Ausführung kommen. Die Voraussetzung, daß auch diese Augenbewegungen bei beiden Bulbi gesetzmäßig festgelegt sind, und so der Grundsatz der motorischen Einheit beider Augen auch bei den Tertiärstellungen gewahrt bleibt, hat sich in weitem Ausmaße bestätigt. Es sei zunächst hervorgehoben, daß die Richtung der Blicklinie einerseits durch den Erhebungswinkel [Winkel, den die Blickebene beim Heben (positiver Erhebungswinkel) oder Senken (negativer Erhebungswinkel) in Sekundärstellung mit der Blickebene der Primärstellung einschließt] und andererseits durch den Seitenwendungswinkel (Winkel, den die Blicklinie mit der Medianlinie der Blickebene bildet) fest bestimmt ist. Es gehören die Blicklinien beider Augen stets der gleichen Ebene an. Sie schneiden sich im Blickpunkt, d. h. in jenem Punkte, der angeblickt wird. Die Festlegung der Lage der beiden Blicklinien bedeutet noch nicht, daß die Stellung beider Augen zu einander nun auch feststeht, denn es ist denkbar, daß der Bulbus um die Blicklinie als Achse gedreht wird. Man nennt diese Art von Be-

wegung der Bulbi Rollung des Auges[1]). Stellen wir uns vor, daß wir bei einer bestimmten Stellung beider Augen einen Gegenstand betrachten, dann würde er in diesem Augenblick in diesen in der Netzhaut zur Abbildung kommen, und zwar an Stellen, die Deckstellen darstellen — bei Fixierung des Objektes in den Foveae centrales. Es wird infolgedessen einfach gesehen. Nun könnte an und für sich dadurch, daß das eine Auge um seine Blicklinie rollt — oder aber beide Augen denselben Vorgang in verschiedenem Grade vollziehen —, bewirkt werden, daß die Abbildung des Objektes nicht mehr auf Deckstellen erfolgt. Es bedürfte weiterer Vorrichtungen, um auch in diesem Falle Einfachsehen zu gewährleisten, d. h. es müßten unsere früheren Darlegungen, die auf der Vorstellung aufgebaut sind, daß die Beziehungen bestimmten Netzhautstellen beider Augen in engen Grenzen feste sind, als zur Erklärung des binokularen Einfachsehens unzureichend bezeichnet werden. Der Versuch mußte entscheiden[2]). Wir fixieren mit einem Auge (wobei das andere geschlossen bleibt) ein horizontales oder vertikales Band (z. B. ein farbiges), und zwar in Primärstellung der Bulbi[3]). Es kommt, wie wir S. 156 erfahren haben, zur Ausbildung eines negativen Nachbildes. Wir richten nun den Blick auf eine mit einem geradlinigen Netz versehene Tafel und beobachten, welche Stellung das Nachbild bei Sekundär- und Tertiärstellungen einnimmt. Wir bemerken zunächst, daß bei der Rückkehr aus einer anderen Augenstellung zur Primärstellung sofort das Nachbild genau die gleiche Lage hat, wie zu Beginn des Versuches, ganz gleichgültig, ob wir den Blick eben nach oben und seitwärts oder nach unten und seitwärts usw. gewandt hatten.

Abb. 126.



Ferner erkennen wir, daß bei reiner Seitenwendung des Auges das Nachbild in horizontaler (bzw. vertikaler) Lage bleibt. Das gleiche gilt für die reine Hebung und Senkung der Bulbi (vgl. hierzu Abb. 126). Werden

[1]) Die Durchführung einer solchen kann durch den Rectus superior und inferior und die beiden Obliqui erfolgen. Diese Muskelpaare sind in dieser Hinsicht Antagonisten, indem die ersteren eine nach innen und die letzteren eine nach außen wirkende Teilkomponente ihrer Wirkung aufweisen. Es gehören als Antagonistenpaar zusammen: Rectus superior und Obliquus inferior und Rectus inferior und Obliquus superior. Die Recti sind kräftiger als die Obliqui. Dieser Unterschied, der sich bei gleich starker Innervation beider Muskelpaare bei der Rollung geltend machen könnte, wird dadurch ausgeglichen, daß den Obliqui infolge der schieferen Stellung ihrer Drehachse ein stärkerer Einfluß auf jene Augenbewegung zukommt. — [2]) *H. v. Helmholtz:* Handb. usw. l. c. **3**. 34 ff. — *E. Hering* im Handbuch der Physiologie, herausgegeben von *Hermann* l. c. **3**. 457 ff.; vgl. ferner *L. Hermann: Pflügers* Arch. 8. 305 (1873); **78**. 87 (1899). — *C. S. Sherrington:* J. of physiol. **50**. 46 (1916). — *L. Burmester:* Sitzungsber. der bayr. Akad. d. Wiss., math.-physik. Kl. 171 (1918). — *Th. E. Ter Kuile:* Arch. néerl. de physiol. **9**. 142 (1924). — *K. Kroman:* Acta ophthalm. **2**. 54 (1924). — [3]) Die Einstellung der Primärstellung ist keine so einfache, wie es nach der gegebenen Schilderung erscheint. Die Kopfstellung ist dabei von wesentlicher Bedeutung. Vgl. hierzu *E. Hering:* l. c. — *H. v. Helmholtz:* l. c. — *B. Barnes:* Americ. j. of psychol. **16**. 199 (1905). — *M. Loring:* Psychol. review. **22**. 254 (1915).

Tertiärstellungen eingenommen, dann erscheint das Nachbild nicht mehr in horizontaler bzw. vertikaler Lage, sondern schräg (vgl. hierzu Abb. 126, S. 255). Wir erkennen daraus, daß der horizontale und vertikale Netzhautmeridian nur beim Übergang aus der Primärstellung des Bulbus zu reinen Sekundärstellungen ihre Lage beibehalten, jedoch nicht, wenn der Augapfel eine Schrägstellung einnimmt. In diesem Falle zeigen die genannten Meridiane eine bestimmte Neigung. Es schließt der horizontale Netzhautmeridian mit der Blickebene einen Winkel ein, infolgedessen steht der vertikale Meridian nicht mehr senkrecht auf dieser. Der Winkel zwischen Netzhauthorizont und der jeweiligen Blickebene oder jener, um welchen der bei der Primärstellung vertikale Meridian von der zur Blickebene vertikalen Lage abweicht, ist Raddrehungswinkel genannt worden. Er ist bei der Sekundärstellung gleich Null, so daß für deren Charakterisierung der Seitenwendungs- bzw. Erhebungswinkel allein maßgebend ist. Die Größe des Raddrehungswinkels ist für jede Richtung der Blicklinie eine gegebene — von Null Grad bis zu einer bestimmten Größe. Sie ist nicht willkürlich beeinflußbar und ganz unabhängig von dem Wege, auf dem die Blicklinie von einer Lage in eine neue übergegangen ist. Es ist jeder Lage der Blicklinie eine einzige, bestimmte Stellung des Auges zugeordnet (*Donders* Regel)[1]. Man kann diese Regel der konstanten Orientierung auch, wie folgt, fassen: Bei gleicher Blicklage ist auch die Netzhautlage die gleiche[2].

Die Bewegungen der Augen erfolgen somit gesetzmäßig. Von ungezählten Bewegungsmöglichkeiten werden nur bestimmte ausgeführt. *Listing*[3] hat das Bewegungsgesetz, dem Sinne nach, wie folgt, gefaßt: Wird die Blicklinie bei parallel gerichteten, emmetropischen Augen aus ihrer Primärstellung in irgend eine andere Stellung übergeführt, dann geschieht die Bewegung um feste Achsen, deren jede zu der Ebene, welche die Blicklinie bei der Drehung beschreibt, im Drehpunkt senkrecht steht, und die alle in einer einzigen zur Primärstellung der Blicklinie im Drehpunkt senkrechten Ebene liegen[4].

Die motorische Einheit beider Bulbi bleibt auch dann erhalten, wenn ein Auge erblindet ist. Sie ist von grundlegender Bedeutung für unsere Orientierung im Raume. Interessant ist, daß unter besonderen Bedingungen Augenbewegungen eintreten, die als Ausgleichsvorgänge zu betrachten sind. So beobachtet man beim Neigen des Kopfes gegen die Schulter Rollungen, die der Kopfbewegung entgegengesetzt sind[5]. Wird der Kopf um die sagittale Achse gegen die rechte Schulter gesenkt, so erfolgt unter

---

[1]) *F. C. Donders:* Holländ. Beiträge z. d. anat. u. physiol. Wissenschaft. **1**. 104. 384 (1847). — [2]) *E. Hering:* Die Lehre vom binokularen Sehen. 56. Leipzig 1868. — [3]) *Listing* im Lehrbuch der Ophthalmologie. 2. Aufl. 37 (1854). — [4]) Die *Donders*sche und *Listing*sche Regel gelten nur — und auch da nur angenähert — für das Sehen in die Ferne, d. h. bei parallelen Blicklinien und für das emmetrope Auge. Beim Sehen in die Nähe zeigen sich Abweichungen. Vgl. hierzu *H. v. Helmholtz:* Handbuch, 1. c. **3**. — *G. Meißner:* Beiträge zur Physiologie des Sehorganes. Leipzig 1854. — *F. v. Recklinghausen:* Arch. f. Ophthalm. **5**. (2). 127 (1859). — *F. C. Donders: Pflüger*s Arch. **13**. 373 (1876). — *G. M. Stratton: Wundt*s philos. Studien. **20**. 336 (1902); Psychol. review. **13**. 81 (1906). — *G. Schubert: Pflüger*s Arch. **205**. 637 (1924). — [5]) *Donders: Pflüger*s Arch. **13**. 408 (1896). — *A. Nagel:* Arch. f. Ophthalm. **17**. 247 (1871). — *Mulder:* Ebenda. **21**. 68 (1875). — *Contejean* u. *Delmas:* Arch. de physiol. **6**. (5). 687 (1894). — *Delage:* Arch. zool. expérim. **1**. (4). 261 (1903).

Zusammenwirken des Rectus superior und Obliquus superior des rechten Auges unter Aufhebung des blickhebenden und -senkenden und der ab- und adduzierenden Wirkung beider Muskeln und unter Addition jener Wirkungen, welche die Außenrollung bedingen, eine kompensatorische parallele Rollung beider Augen mit dem oberen Pol nach links. Im linken Auge wirken dabei der Rectus inferior und der Obliquus inferior zusammen. Die außenrollende Wirkung wird addiert, während die übrigen Wirkungen beider Muskeln sich aufheben. Bei Neigung des Kopfes nach der linken Schulter kommt es zu einer kompensatorischen Rollung der Bulbi nach rechts. Es wirken dabei im linken Auge der Rectus superior und der Obliquus superior zusammen und im rechten der Rectus inferior und der Obliquus inferior[1]). Wir werden bald erfahren, daß Augenbewegungen durch Impulse ausgelöst werden können, die von im Labyrinth gelegenem Sinnesepithel unter Benützung des Nervus vestibularis als zentripetaler Leitungsbahn vermittelt werden. Ferner erfolgt dann, wenn man vor das eine Auge ein Prisma bringt, wobei, wie wir S. 230 erfahren haben, Doppelbilder auftreten, eine Bewegung des betreffenden Bulbus, mit der keine entsprechende des anderen assoziiert ist[2,3]). Man hat von einer Fusionsbewegung gesprochen, und zwar deshalb, weil durch sie Einfachsehen erreicht wird. Während unmittelbar nach dem Vorsetzen des Prismas das fixierte Objekt auf disparaten Netzhautstellen zur Abbildung gelangt, erfolgt diese nach der Fusionsbewegung auf Deckstellen. Es findet eine Fusion der beiden Bilder zu einem statt, d. h. es kommt zu einer einheitlichen Empfindung. Die Fusionsbewegungen führen zu Bulbusstellungen, die in der Regel sonst nicht vorkommen. Ihre Art hängt von der Stellung der brechenden Kante des Prismas zum Auge ab. Eine erfolgreiche Fusionsbewegung ist nur innerhalb gewisser Grenzen möglich[4]). Man spricht von einer Fusionsbreite und mißt diese durch den Winkel des Prismas, der vom Auge durch die erwähnte Bewegung noch im Sinne eines Einfachsehens überwunden werden kann. Der Umstand, daß die so festgefügte Assoziation der Bewegungen beider Augen dann gestört werden kann, wenn, wie eben geschildert, disparate Stellen der Netzhaut in Erregung versetzt werden, ist von allergrößtem Interesse. Es muß ohne Zweifel ein Impuls auf die in Frage kommenden Muskeln übergehen, an dessen Auslösung der N. opticus als zentripetale Bahn beteiligt ist. Wir erkennen in der Maßnahme der Fusionsbewegung, wie sehr die ganze Organisation aller Einrichtungen, die dem binokularen Sehen dienen, auf die Sicherung des Einfachsehens eingestellt ist[5]).

Sehr interessante Studien lassen sich über Fusionsbewegungen ausführen, wenn man den Augen stereoskopische Bilder darbietet und dann durch Verschieben eines Halbbildes nach oben, unten oder nach der Seite

---

[1]) Vgl. *A. Nagel:* Arch. f. Ophthalm. **14**. (2). 228 (1868). — *F. B. Hofmann* u. *A. Bielschowsky:* Ebenda. **51**. 174 (1900). — [2]) *Donders:* Holländ. Beitr. **1**. 382 (1846). — *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **3**. — *Nagel:* Arch. f. Ophthalm. **14**. (2). 235 (1868). — *F. B. Hofmann* u. *A. Bielschowsky: Pflügers* Arch. **80**. 1 (1900). — *F. B. Hofmann:* Ergebnisse der Physiol. *(Asher-Spiro).* **2**. (2). 799 (1903). — [3]) Ist das eine, z. B. das rechte Auge verdeckt und wird vor das offene linke ein nicht zu starkes Prisma gebracht, z. B. mit der brechenden Kante nach innen, dann bewegen sich beide Augen nach links. — [4]) Über die Möglichkeit durch Einübung die Fusionsbreite zu erhöhen, vgl. *Hegner:* Habilit.-Schrift, Jena 1912. — [5]) Vgl. hierzu auch *W. R. Hess:* Klin. Monatsber. f. Augenheilkunde. **75**. 289 (1925).

bewirkt, daß die beiden Halbbilder zunächst nicht zur Deckung gebracht werden können. Es erfolgt dann bis zu einer bestimmten Größe der Verstellung des einen Halbbildes zum anderen eine Fusion der vorhandenen Doppelbilder. Sie kann durch Stoffe, wie Alkohol, Äther, Chloroform, Trional usw. stark beeinträchtigt werden[1]). Es besteht die Ansicht, daß der „Fusionszwang" einen psycho-optischen Reflex darstelle, d. h. die Empfindung des Doppelbildes wirkt sich auf die Innervation der Augenmuskeln über das motorische Blickzentrum (vgl. hierzu S. 260 ff.) aus[2]).

Die Bulbi zeigen in der Regel keine absolut übereinstimmende Lage in dem Sinne, daß diejenige der Gesichtslinien beider Augen der Forderung einer völlig gleichmäßigen motorischen Innervation der Augenmuskeln entspricht. Man hat die völlige Übereinstimmung Orthophorie und die Abweichung Heterophorie genannt. Konvergenzstellung der Gesichtslinien beim Blick in die Ferne und fusionsfreier Einstellung der Augen nennt man Esophorie, Divergenzstellung Exophorie. Eine Abweichung der Richtung der Gesichtslinie des einen Auges gegenüber derjenigen des anderen nach oben oder unten nennt man Hyper- bzw. Hypophorie. Endlich bezeichnet man mit Zyklophorie eine Rollung des einen Auges gegenüber dem andern. Diese Unregelmäßigkeiten in der Lage der beiden Gesichtslinien werden durch eine entsprechende Fusionsbewegung ausgeglichen. Es spielen somit Fusionsvorgänge ganz allgemein beim Sehen eine bedeutsame Rolle[3]).

In diesem Zusammenhang sei noch darauf hingewiesen, daß unter gewöhnlichen Verhältnissen Kopf und Auge beim Sehen zusammenwirken. Mit der Veränderung der Lage des ersteren mittels der zugehörigen Muskulatur erfolgt die grobe Einstellung, der sich dann die feine vermittels der äußeren Augenmuskeln anschließt. Im großen und ganzen kommen nur zwei Arten von Einstellungen der Bulbi in Frage: einmal Bewegungen mit parallel gerichteten Blicklinien und dann symmetrische Konvergenzstellungen. Bei den letzteren erfolgt die Einstellung der beiden Blicklinien auf einen Punkt in der Meridianebene. Asymmetrische Konvergenzbewegungen sind selten. Es finden solche z. B. statt, wenn ein nahe und seitwärts vom Auge befindlicher Punkt fixiert wird. Im allgemeinen erfolgt bei einer solchen Lage eines Objektes eine Bewegung des Kopfes (und ev. des Rumpfes), wodurch jene besondere Augenbewegung vermieden wird. Ihre ungewohnte Art macht sich durch das Gefühl einer großen Anstrengung geltend.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die Augenmuskeln nicht nur die Aufgabe haben, Bewegungen der Bulbi durchzuführen, vielmehr werden durch sie auch bestimmte Augenstellungen festgehalten[4]). Wie

---

[1]) *Guillery: Pflüger*s Arch. **77**. 321 (1899). — [2]) Vgl. hierzu *Hering:* Die Lehre vom binokularen Sehen. Leipzig 1868. — *R. A. Reddingius:* Das sensumotorische Sehwerkzeug. Leipzig 1898. — *Guillery: Pflüger*s Arch. **77**. 321 (1899). — *F. B. Hofmann* u. *A. Bielschowsky: Pflüger*s Arch. **80**. 1 (1900). — *F. B. Hofmann:* Ergebnisse d. Physiol. *(Asher-Spiro).* **2**. (2). 799 (1903). — *Hegner:* Habilit.-Schrift, Jena 1912. — [3]) Vgl. hierzu u. a. *A. Tschermak:* Über physiologische und pathologische Anpassung des Auges. Leipzig 1900. — *F. B. Hofmann:* Ergebnisse der Physiol. *(Asher-Spiro).* **2**. (2). 799 (1903). — *G. T. Stevens:* Arch. f. Augenheilkunde. **18**. 445 (1888); **21**. 325 (1888). — *A. Bielschowsky:* Münch. med. Wschr. 1666 (1903). — *Max H. Fischer:* Arch. f. Ophthalmol. **108**. 251 (1922). Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — *W. R. Hess* u. *N. Messerle: Pflüger*s Arch. **210**. 708 (1925). — [4]) Vgl. hierzu u. a. *P. Hoffmann:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 23 (1913).

wir früher schon (vgl. S. 173) mitgeteilt haben, kommt es dabei nicht zu einer vollkommenen Fixierung des Auges in einer bestimmten Lage, vielmehr finden beständig kleine Schwankungen statt.

Die Kenntnis der Wirkungen der einzelnen Augenmuskeln und der Regeln der Augenbewegungen und vor allem diejenige ihrer gemeinsamen Regelung für beide Bulbi ist von größtem Werte für die Deutung von Ausfallserscheinungen nach erfolgter Außerfunktionssetzung oder doch Schwächung bestimmter Muskeln [1]). Umgekehrt ergeben solche Fälle die Möglichkeit, zu prüfen, ob unsere Vorstellungen über die Bedeutung der einzelnen Muskeln für bestimmte Bewegungsvorgänge zutreffende sind. So hat man z. B. nach völliger Lähmung des M. obliquus superior, bei der der M. rectus inferior nunmehr allein für die Senkung des Blickes in Frage kommt, beobachtet, daß dessen Wirkung beim Blick nach innen am schwächsten und bei dem nach außen gerichteten am stärksten ist (vgl. die Anmerkung S. 253). Es wird ferner folgendes offenbar. Es müßte bei starker Wendung des Bulbus nach außen der Rectus inferior diesen fast ohne jede Nebenwirkung senken. In Wirklichkeit kommt es zu einer erheblichen Rollung des Bulbus nach außen. Sie kommt dadurch zustande, daß bei alleiniger Wirkung des M. rectus inferior der M. obliquus inferior stärker angespannt wird, wodurch die Außenrollung bedingt wird. Da nun bei funktionstüchtigem M. obliquus superior diese bei Senkung des Blickes fehlt, muß dieser jene Rollung verhindern. Wir erkennen aus diesen Beobachtungen, die an Hand der auftretenden Doppelbilder genau verfolgt werden können, daß die Senkung des Bulbus — und das gleiche gilt auch für die Hebung (z. B. Beobachtung bei Fällen von isolierter Lähmung des Rectus superior, wobei dann der Obliquus inferior der einzige Muskel ist, der den Bulbus nach oben zu führen vermag) — durch zwei Muskeln erfolgt.

Lähmungen von Augenmuskeln lassen uns besonders eindringlich die große Bedeutung der einheitlichen Innervation der entsprechenden Muskeln beider Augen erkennen. Auf Schritt und Tritt stoßen wir auf Störungen infolge der Unmöglichkeit der Einstellung der beiden Bulbi und damit der beiden Netzhäute im Sinne einer entsprechenden Lage ihrer Deckstellen. Es kommt zu Doppelbildern.

[1]) Vgl. hierzu *A. Bielschowsky:* Handbuch der ges. Augenheilkunde *(Graefe-Saemisch).* 2. Aufl. 8. Kapitel. Nachtrag I (1907/1910).

Vorlesung 11.

Lichtsinn und Lichtempfindungen.

(Fortsetzung.)

Innervation der Augenmuskeln.

Als wir seiner Zeit den Akkommodationsvorgang (S. 106) und ferner die Pupillenreaktion (S. 95) besprachen, erwähnten wir, wie eng die diesen Einstellungen zugrunde liegenden Vorgänge mit den Augenbewegungen verknüpft sind. Es findet sich ein fein eingestelltes Zusammenspiel zwischen Pupillenweite, Akkommodation und Konvergenzbewegung beider Bulbi. Gehen wir vom Fernpunkt aus, und betrachten wir beide Augen in ihrem Verhalten, bis der Nahepunkt von den Blicklinien erreicht ist, dann erkennen wir, daß mit der Konvergenzbewegung der Akkommodationsvorgang einhergeht. Gleichzeitig erfolgt die Einstellung der Pupille[1]). Der Umstand, daß beide Augen in ihren motorischen Vorgängen eine Einheit bilden, setzt eine zentrale Leitung voraus. Es müssen Impulse ausgesandt werden, welche die in Betracht kommenden Muskeln — Ziliarmuskel für die Akkommodation, Irismuskel für die Regulierung der Weite der Pupille, äußere Augenmuskeln für die Konvergenz- und anderen Bewegungen des Auges — in beiden Augen so beeinflussen, daß stets gleichzeitig und qualitativ und quantitativ die in einer Richtung liegende Wirkung zur Geltung kommt. Wir wollen uns zunächst diesen Einrichtungen zuwenden.

Während wir der sensiblen Sehbahn vom Ort der Reizeinwirkung bis zu jenen Anteilen gefolgt sind, in denen die Empfindung ausgelöst wird, d. h. bis zum Rindenzentrum, gehen wir jetzt jener nervösen Einrichtung, welche die motorische Einheit beider Augen gewährleistet, vom Zentrum nach der Peripherie nach. Wir beginnen mit der Fragestellung, ob Stellen in der Rinde des Großhirnes bekannt sind, von denen aus ein Einfluß auf Augenmuskeln nachweisbar ist. Das ist nun in der Tat der Fall, und zwar hat in erster Linie der Reizversuch Klarheit gebracht. Es findet sich am Fuße der zweiten Stirnwindung ein Gebiet, bei dessen elektrischer Reizung assoziierte Bewegungen beider Augen auslösbar sind[2]). Es ist

[1]) Vgl. über die „Lockerung" des Zusammenspiels von Akkommodations- und Konvergenzvorgang bei *Donders: Pflügers* Arch. **13**. 383 (1876). — *O. Weiß: Pflügers* Arch. **88**. 79 (1901). — *O. Roelofs:* Arch. f. Ophthal. **85**. 66 (1919). — [2]) *W. Bechterew:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 543 (1899). — *O. Förster:* Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **77**. 124 (1924). — Vgl. ferner *C.* u. *O. Vogt:* J. f. Psychol. u. Neurol. 8. Erg.-H. 1907; **25**. Erg.-H. 1. 399 (1919). — *A. S. F. Leyton* u. *C. S. Sherrington:* Quart. j. of exp. physiol. **11**. 135 (1917). — *F. W. Mott* u. *Schäfer:* Brain. **13**. 165 (1890). — *A. S. Beevor u. V. Horsley:* Philos. transact. of the royal soc. **179**. 205 (1889). — *G. Levinsohn:* Arch. f. Ophthal. **71**. 313 (1900).

präzentrales oder frontales Blickzentrum genannt worden. Jene Gegend entspricht der Area frontalis intermedia *(Brodmann)*[1]. Von diesem Zentrum aus läßt sich eine Drehung beider Augen nach der Gegenseite auslösen. Bei der Meerkatze (Cercopithecus) gelingt es auch, je nach der Reizstärke mit der Seitenwendung Hebung und Senkung der beiden Bulbi hervorzurufen. Beim Menschen ist bis jetzt nur die Auslösung der Seitenwendung der Bulbi geglückt. Vom präzentralen Blickzentrum geht ein Faserzug durch den vorderen Schenkel der inneren Kapsel und den inneren Teil des Hirnschenkelfußes bis in die Gegend der Augenmuskelkerne und in die Raphe. Elektrische Reizung dieser Bahn in der Gegend des Knies der inneren Kapsel frontal von der Pyramidenbahn ergibt je nach der Stelle, die gereizt wird, Augen- oder zugleich auch Kopfbewegungen, bzw. nur die letzteren [2]). Diese Bahn, die den Augenmuskelkernen Impulse vom erwähnten Blickzentrum zuführt, verläuft zum größten Teil gekreuzt, und zwar findet die Überschreitung der Mittellinie im Niveau des vorderen Brückenrandes statt. Nur ein kleiner Teil der erwähnten Bahn bleibt ungekreuzt. Ist die erwähnte „Blickbahn" proximal von der Kreuzungsstelle unterbrochen, dann ist die Seitenwendung nach der gegenüberliegenden Seite unmöglich, d. h. wenn z. B. die Störung rechts liegt, dann kann die Blickwendung nach links nicht mehr ausgeführt werden. Befindet sich der Sitz der Störung jedoch distal von der Kreuzungsstelle, d. h. in der Pons, dann ist bei einer rechtsseitigen Leitungsunterbrechung die Möglichkeit, den Blick nach rechts zu wenden, aufgehoben. Da nun die den funktionell ausgeschalteten Muskeln entsprechenden Antagonisten kein Gegengewicht mehr haben, kommt es zu einer Ablenkung der Augen, und zwar im zuerst genannten Fall nach rechts und im letzteren nach links. Man spricht von einer Déviation conjuguée der Augen [3]) (vgl. hierzu Abb. 127, S. 262) [4]). Die geschilderte Störung ist keine bleibende, vielmehr machen sich bald die ungekreuzten Bahnen geltend. Sie übernehmen die Innervation der vorübergehend ausgeschaltet gewesenen Muskeln. Außer den zu einem Bündel vereinigten Nervenfasern, das vom kortikalen Blickzentrum nach der Brücke zieht, müssen noch andere, mehr diffus verlaufende Bahnen vorhanden sein, denn selbst bei beidseitigem Ausfall der Mitwirkung der kortikalen Blickzentren sind Augenmuskellähmungen selten.

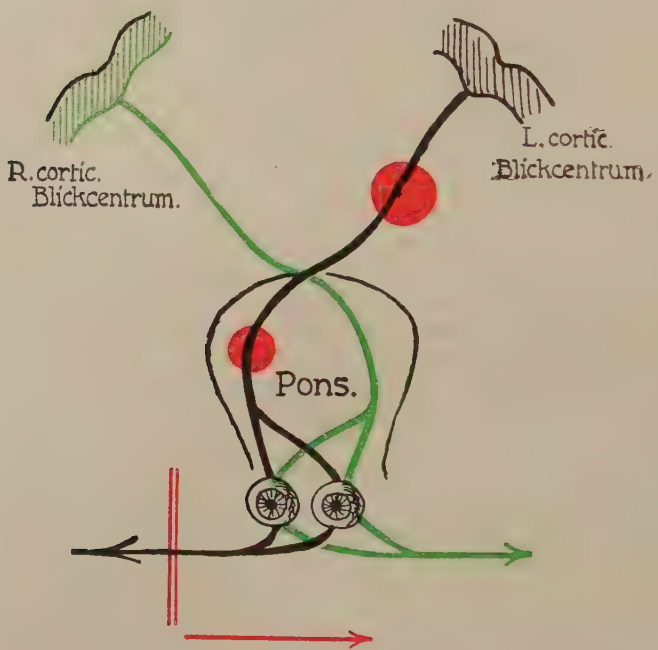
In diesem Zusammenhange sei kurz darauf hingewiesen, daß aus dem Gebiet des Okulomotoriuskernes Fasern in den oberen Fazialiskern gelangen und von diesem aus Beziehungen zum Musculus orbicularis oculi gewinnen [5]). Dieser Umstand erklärt die Erscheinung, daß Okulomotoriuslähmung mit einer Parese des Orbicularis oculi verknüpft sein kann. Ist das der Fall, dann muß die Ursache des genannten Funktionsausfalles im Gebiete des Okulomotoriuskernes

---

[1]) *K. Brodmann:* Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde. 2. Aufl. Joh. Ambr. Barth, Leipzig 1925. — [2]) *Ch. E. Beevor* u. *V. Horsley:* Philos. transact. royal soc. **179**. 205 (1889); **181**. 47, 129 (1890). — *O. Förster:* Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Nervenärzte. 15. Jahresvers., Cassel 1925. S. 345. F. C. W. Vogel, Leipzig 1926. — [3]) *J. L. Prévost:* Thèse de Paris 1868; C. r. de la soc. de biol. Vol. jubilaire. 99 (1899). — [4]) Entnommen: *Robert Bing:* Kompendium der topischen Gehirn- und Rückenmarksdiagnostik. 6. Aufl. Urban & Schwarzenberg, 1925. — [5]) Vgl. über ein besonderes Rindenfeld für den Orbicularis oculi bei verschiedenen Tieren. *Th. Ziehen:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. **158** (1899). Zahlreiche Literaturangaben.

gelegen sein. Es muß auch umgekehrt eine Beziehung vom Fazialiskern aus zum Okulomotoriuskern bestehen. Diese Annahme ergibt sich aus dem Umstande, daß beim Lidschluß der Bulbus sich aufwärts bewegt [1]) (*Bell*sches Phänomen) [2]). Ferner wird auf die genannte Verbindung auch die Verengerung der Pupille beim Lidschluß zurückgeführt. Der für den Orbikularis bestimmte Impuls geht auch auf das Okulomotoriusgebiet über und bewirkt die Kontraktion der in Frage kommenden Muskeln (vgl. hierzu S. 102).

Abb. 127.



Schema der Déviation conjuguée.

Die roten Kreise stellen zwei verschiedene Herde (einen links- und einen rechtsseitigen) dar. Sie verursachen einen Ausfall an konjugierten Augenbewegungen nach rechts, verknüpft mit einer antagonistischen Ablenkung der Bulbi nach links (roter Pfeil!).

Bevor wir uns dem Problem nach der Lage der Kerne jener Nerven, die in Beziehung zu den Augenbewegungen stehen, zuwenden und ihre Beziehungen einerseits zu den kortikalen Zentren, andererseits unter sich und endlich zu den einzelnen Augenmuskeln erörtern, wollen wir uns mit

[1]) *A. v. Graefe:* Arch. f. Ophthal. **2**. 266. (1855). — *A. Westphal:* Deutsche med. Wschr. Nr. 27. 1080 (1907); Nr. 23 (1909). — *J. Piltz:* Neurol. Zbl. **21**. 939 (1902). — *C. Behr:* Klin. Monatsbl. f. Augenhlkde. **66**. 770 (1921); **67**. 369, 381 (1921). — [2]) Vgl. *Ch. Bells* physiol. u. pathol. Unters. des Nervensystems. Übersetzt v. *Romberg*. Stuhrsche Buchhandlung, Berlin 1832.

der Frage beschäftigen, ob noch weitere Stellen der Großhirnrinde bekannt sind, von denen aus sich ein Einfluß auf die Augenbewegungen gewinnen läßt. Zuvor sei nochmals der hochbedeutsamen Tatsache gedacht, daß die Augenmuskeln von beiden Großhirnhemisphären aus innerviert sind. Dieser Befund gibt uns einen Einblick in die so oft betonte gemeinsame Innervation der Muskeln beider Augen und läßt gleichzeitig verstehen, weshalb bei zentralen Hemiplegien Augenmuskellähmungen fehlen (höchstens findet sich eine Lähmung des Levator palpebrae, der offenbar in einzelnen Fällen nur von der gegenüberliegenden Hemisphäre aus innerviert wird).

Dem oben genannten präzentralen Blickzentrum benachbart ist dorsal davon in einem Teil des Rindenfeldes 6 (nach *Brodmann* benannt) ein Feld, das bis zur medianen Längspalte reicht und bei dessen Reizung primär eine Kopfwendung und anschließend eine Augenbewegung nach der Gegenseite erfolgt. Von diesem, einstweilen nur bei Affen aufgefundenen Rindenzentrum sollen bei Verlegung der Aufmerksamkeit nach der Gegenseite Einstellungsbewegungen eingeleitet werden.

Ein weiteres kortikales Zentrum findet sich um Okzipitalhirn, genannt okzipitales Blickzentrum. Reizung der gesamten Okzipitalrindengegend ergab bei Affen Augenbewegung nach der Gegenseite. Werden obere Anteile auf der lateralen und medialen Hirnfläche gereizt, dann ergibt sich eine Senkung des Blickes. Reizung der unteren Anteile bewirkt Blickhebung. Der Erfolg der Reizung dieses Blickzentrums steht in Zusammenhang mit der kortikalen Sehsphäre[1]). Es sind optische Reize, die für das erwähnte Blickzentrum von ausschlaggebender Bedeutung sind und von diesem aus entsprechende Augenbewegungen auslösen. Es liegt in der Regio calcarina. Von hier aus verläuft die zentrifugale Bahn durch die Sehstrahlung und den retrolentikulären Raum. Sie zieht hierauf längs des hinteren und unteren Randes des Sehhügels und durch die tiefen Schichten der vorderen Vierhügelarme in die Haube (mediale Schleife). Hier scheint eine Vereinigung mit der frontalen Blickbahn stattzufinden[2]). In dieser Beziehung ist die folgende Beobachtung von dem größten Interesse[3]). Wird z. B. bei Affen beiderseits das Labyrinth, das, wie wir bald erfahren werden, auch Beziehungen zu den Bewegungen der Augen und zu ihren Stellungen hat, exstirpiert, so ist der Kopf, wenn man das operierte Tier bald nach erfolgter Ausschaltung des erwähnten Sinnesorganes frei in der Luft hält, vollständig ohne Orientierung. Er wird in irgend einer beliebigen Lage im Raume gehalten. Nach einigen Tagen erfolgt Einstellung mittels optischer Reize. Man erkennt das daran, daß die Tiere, sobald sie einen Gegenstand fixieren (z. B. Futter), den Kopf alsbald in die normale Stellung überführen. Voraussetzung ist, daß die Augen offen sind, und ferner muß das Großhirn erhalten sein. Bedeckt man die Augen, dann verschwindet das Vermögen der Orientierung vollkommen. Kaninchen und Meerschweinchen fehlt der „optische Stellreflex", dagegen besitzen ihn die Hunde und Katzen[4]).

[1]) Vgl. hierzu *H. Munk:* Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wissensch. Berlin. 53. (1890). — *W. Obregia:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 260 (1890). — *Berger:* Monatsschr. f. Psychiatr. u. Neurol. **9** (1901). — [2]) Vgl. hierzu *Bernheimer:* Arch. f. Ophthalm. **57**. (2). 363 (1903); ferner die ausgezeichnete Darstellung von *Anton Lutz:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. **70**. 213 (1923). Hier findet sich die ganze einschlägige Literatur. — [3]) Vgl. *R. Magnus:* Körperstellung. J. Springer, Berlin 1924. — [4]) Wir kommen in Vorlesung 23 eingehend auf die Stellreflexe zurück.

Es sind noch von mehreren anderen Stellen der Großhirnrinde aus Augenbewegungen mittels Reizen ausgelöst worden[1]). Wir wollen sie hier nicht alle anführen. Es bedarf noch weiterer Forschungen, um Klarheit darüber zu schaffen, ob bei den vorgenommenen Eingriffen wirklich jeweilen ein kortikales Zentrum in Erregung versetzt worden ist, das mittels besonderer Bahnen Beziehungen zu den Augenmuskelkernen unterhält oder aber, ob Bahnen gereizt worden sind, die an jenen Stellen, die für Zentren gehalten werden, vorüberziehen, und, von solchen kommend, nach dem erwähnten Kerngebiet verlaufen. Dazu kommt, daß mehrfach angegeben wird, daß Kopfbewegungen ausgelöst wurden, denen dann Augenbewegungen folgten. Es besteht in diesem Falle die Möglichkeit, daß die letzteren sekundär durch die ersteren bedingt waren. Wir müssen uns zur Zeit mit der Feststellung genügen, daß ein frontales und ein okzipitales Blickzentrum sichergestellt sind. Manche Beobachtungen machen es ferner sehr wahrscheinlich, daß ein weiteres Blickzentrum im Temporalhirn vorhanden ist. Es hat Beziehungen zum Schallempfindungszentrum. Der N. cochlearis stellt die zentripetale Bahn für die Erregungszuleitung dar.

Das frontale Blickzentrum hat wahrscheinlich eine ganz andere Bedeutung als das okzipitale und das temporale. Während die letzteren höchstwahrscheinlich reine Reflexzentren darstellen (vgl. hierzu auch die Auslösung von Fusionsbewegungen S. 258), vermittelt das erstere bestimmte Augenstellungen, wenn wir unsere Aufmerksamkeit auf Objekte im Raume lenken oder z. B. eine Gegend mit unserem Blicke absuchen, d. h. es ist Sitz der willkürlichen Blickbewegung. Ferner sind taktile Reize von Einfluß auf dieses Zentrum, insbesondere soll der N. trigeminus in Beziehung zum genannten frontalen Blickzentrum stehen.

Für die Annahme, daß die Augenbewegungen von verschiedenen motorischen Großhirnrindenzentren aus in Zusammenwirken mit sensorischen Zentren geregelt werden, sprechen zahlreiche Beobachtungen an Menschen, die nach Zerstörung von Rindenanteilen oder Leitungsunterbrechungen zwar keine Aufhebung der gesamten kortikalen Beeinflussung der Bewegungen der Augenmuskeln aufwiesen, wohl aber war es unmöglich geworden, sie von bestimmten Sinneszentren aus auszulösen. So wurde z. B. beobachtet, daß die willkürlichen Augenbewegungen aufgehoben waren, während optische Eindrücke solche vermittelten[2]). In wieder anderen Fällen vermochte der Patient die Augen willkürlich zu bewegen, wärend Blickreflexe fehlten[3]). Nach Unterbrechung der vom okzipitalen Blickzentrum ausgehenden Blickbahn wurde die Unfähigkeit beobachtet, nach indirekt gesehenen Objekten hinzublicken, während in der Hand gehaltene Gegenstände (taktile Einflüsse) angeblickt werden konnten[4]). Es wird auch Erhaltensein

---

[1]) Vgl. u. a. zu diesen Problemen: *E. Hitzig:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 397 (1873). — *Schäfer:* Proceed. of the royal soc. 411 (1887); Brain. **11**. 1 (1889). — *V. Obregia:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 260 (1890). — *C. S. Sherrington:* J. of physiol. **17**. 27 (1894). — *M. Minkowski: Pflügers* Arch. **141**. 171 (307) (1911). — *Bernheimer:* Arch. f. Ophthal. **57**. 363 (1903). — *G. Lerinsohn:* Arch. f. Ophthal. **71**. 313 (1900). — *A. Lutz:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. **70**. 213 (1923). — [2]) *C. Wernicke:* Arch. f. Psychiatrie. **20**. 243 (1889). — *Oppenheim:* Fortschritte der Medizin. 1 (1895). — *J. Roux:* Arch. de neurol. (2). 8. 177 (1898). — *Uhthoff:* Versammlung der ophthalm. Gesellsch., Heidelberg 1902. — *Feilchenfeld:* Z. f. klin. Med. **56**. 389 (1904). — *A. Lutz:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde. **70**. 213 (1923). — [3]) *A. Pick:* Archiv für Augenheilkunde. **80**. 31 (1915). — [4]) *Gordon Holmes:* Keystone Magaz. of optometry. **17**. 36 (1920).

des Blickreflexes auf akustische Reize berichtet, während im übrigen die Augeneinstellung — sowohl die willkürliche als die übrige reflektorische — verloren gegangen war[1]). In jedem dieser Fälle dürfte der Sitz der Störung ein verschiedener gewesen sein, d. h. es war offenbar das eine Mal das okzipitale, das andere Mal das frontale und endlich in wieder anderen Fällen das temporale kortikale Blickzentrum ausgeschaltet. Die Störungsstellen können dabei an verschiedenen Stellen der gesamten Reflexbahn liegen. Es kann die Überleitung vom Empfindungszentrum zum motorischen Blickzentrum gestört sein, ferner das letztere Zentrum selbst und schließlich auch die peripherwärts ziehende Leitungsbahn. Endlich kann auch der sensible Ast des Reflexbogens mit dem anschließenden Zentrum Sitz von Störungen sein. Vielfach findet man, daß Patienten, die weder auf Befehl, noch im Anschluß an einen optischen, die Peripherie der Netzhaut treffenden Reiz, imstande sind, die Augen zu bewegen, mit dem Blick einem langsam sich bewegenden Gegenstand zu folgen vermögen. Vielleicht liegt das daran, daß im letzteren Falle die Erregung eine stärkere ist als wenn exzentrische Netzhautstellen vom Reiz getroffen werden[2]). Man kann übrigens an sich selbst Studien über die Möglichkeit der scharfen Einstellung der Augen unter verschiedenen Bedingungen machen. So gelingt es, im Dunkeln eine bedeutend exaktere Einstellung der Augen zu erreichen, wenn eine Hautstelle gereizt wird, als wenn jene ohne diese „Hilfe" versucht wird. *Helmholtz* führt folgenden Versuch an. Man versucht bei geschlossenen Augen den Blick auf einen in der Hand vertikal gehaltenen Bleistift zu richten. Öffnet man die Augen, dann zeigen die in Erscheinung tretenden Doppelbilder an, daß die Fixierung unscharf war. Wenn man jedoch die Spitze des Bleistiftes betastet oder mit der Fingerspitze an ihr reibt, dann gelingt die Einstellung besser[3]).

Die erwähnten kortikalen motorischen Blickzentren sind nicht in dem Sinne aufzufassen, als würden von ihnen aus einzelne Augenmuskeln durch Beeinflussung der Kerne der zugehörigen Leitungsbahn für sich innerviert, vielmehr vermitteln sie das Zusammenspiel der einzelnen Muskeln, und zwar stets derjenigen beider Augen. Wir bemerken, daß ohne unser Zutun fortwährend Augenbewegungen ausgelöst werden. So wird z. B. von der Peripherie der Netzhaut aus eine Lichtempfindung vermittelt. Der auf jener Retinastelle abgebildete Gegenstand wird unscharf gesehen. Schon ist durch eine Bewegung der Bulbi das Bild auf die Fovea verlegt. Wir blicken einem Gegenstand, der sich bewegt, nach, ohne daß wir die Augenbewegungen durch unseren Willen zu leiten brauchen. Sie werden in weitem Ausmaß reflektorisch geführt, und zwar spielen bei uns dabei optische Reize eine sehr große Rolle. Dazu kommen dann noch Erregungen, die den in Frage kommenden Blickzentren von anderen Sinneszentren aus übermittelt werden. Wir können bekanntlich unsere Augen auch willkürlich bewegen, jedoch in viel beschränkterem Maße, als man sich das a priori vorstellt. Wollen wir Konvergenzbewegungen der Bulbi ausführen, dann fixieren wir einen nahe liegenden Gegenstand. Ist kein solcher vorhanden, dann stellen wir uns vor, daß ein solcher zugegen sei. Viele Personen sind außerstande,

[1]) *G. Anton:* Wiener klin. Wschr. 1899. — *A. Bielschowsky:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde. **45**. Beilageheft. 67 (1907). — [2]) *A. Bielschowsky* u. *Steinert:* Münchener med. Wschr. 1613, 1664 (1906). — [3]) Vgl. hierzu *H. v. Helmholtz:* Handb., l. c. 3. Aufl. **3**. 232. — *H. Gertz:* Z. f. Sinnesphysiol. **47**. 420 (1913); **48**. 1 (1914).

auf Befehl die Bulbi nach oben oder unten, nach innen oder außen zu wenden. Es werden bei der Ausführung des Auftrages ungeschickte Bewegungen ausgeführt. Der erfahrene Arzt läßt deshalb den Patienten einen Gegenstand, z. B. seinen Finger ansehen und führt diesen, während er dem Patienten bestimmte Befehle gibt, in die betreffende Richtung. Durch Übung gewinnen die Willkürbewegungen der Augen an Sicherheit. Wir ersehen daraus, daß sich die Augenbewegungen in der Regel ohne die Mitwirkung unseres Willens vollziehen.

Die Beobachtung des fein abgestuften motorischen Zusammenspiels beider Bulbi erweckt ohne weiteres den Eindruck von Innervationsbeziehungen, die entweder angeboren oder durch Übung — Gewohnheit — ein für allemal in bestimmter Richtung assoziiert sind. Es ist im Anschluß an Beobachtungen an Muskeln anderer Gebiete (Extremitätenmuskulatur) die Frage aufgetaucht, ob es nicht möglich sei, die Zusammenarbeit der Augenmuskeln umzustellen. Zur Lösung dieses Problems wurde beim Affen z. B. der vom N. oculomotorius versorgte Rectus internus vom Bulbus losgelöst[1]). An seiner Insertionsstelle wurde dann der vom Trochlearis innervierte Obliquus superior an der Sklera mittels einer Naht befestigt. Schon nach wenigen Tagen soll nun der zuletzt genannte Muskel mit dem Rectus internus des andern Auges assoziiert zusammengearbeitet haben. Uns erscheint diese Angabe im höchsten Grade unwahrscheinlich. Wir wissen, daß bei den Extremitätenmuskeln z. B. Beuger durch geeignete Verpflanzung ihrer Sehne die Funktion von Streckern übernehmen können. Es bedarf jedoch dazu mehr oder weniger langfristiger Übung. Dazu kommt, daß in der Regel Antagonisten zur Verwendung kommen, die sowieso in einem gemeinsamen Innervationsverhältnis stehen. Endlich sind die ausgeführten Bewegungen nicht in so feiner Weise assoziierte, wie das bei den Augenmuskeln der Fall ist. Es bedarf der ganze Versuch dringend der Wiederholung. Seine Bestätigung würde beweisen, daß ohne jede durch Übung geknüpfte neue Assoziation automatisch im Anschluß an bestimmte Reize eine Umstellung von Funktionen mit Neuanknüpfung von Beziehungen erfolgen kann.

Betrachten wir nunmehr das zweite — das periphere — Neuron der motorischen Blickbahn[2]). Es besteht aus den Kernen der Augenmuskelnerven und diesen selbst. Es sei zunächst daran erinnert, daß wir drei Nervenpaare zu berücksichtigen haben, nämlich den N. trochlearis, N. abducens und den N. oculomotorius. Der erstere innerviert den M. obliquus superior und der Abduzens versorgt den M. rectus externus. Das Innervationsgebiet des N. oculomotorius ist umfassender. Er steht mit den übrigen äußeren Augenmuskeln, ferner mit dem Levator palpebrae, dem Sphincter pupillae und dem Ziliarmuskel in Beziehung. Der Innervation der letzteren beiden Muskeln haben wir schon S. 95 und 110 gedacht. Der Kern des N. trochlearis befindet sich unter dem Sylvischen Aquaeduct. Die aus ihm hervorgehenden Nervenfasern treten dorsal aus dem Gehirn aus, nachdem zuvor eine vollständige Kreuzung stattgefunden hat. Der Abduzenskern liegt weiter nach hinten ganz oberflächlich unter der Rautengrube. Seine periphere Leitungsbahn erscheint beim Übergang der Brücke

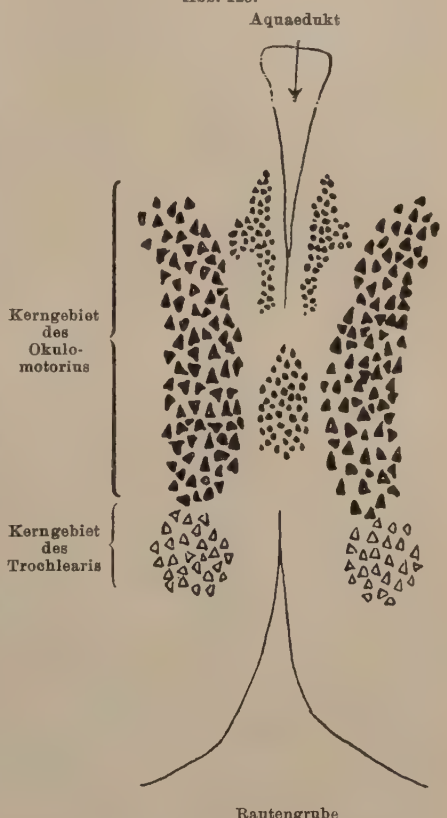
[1]) *Marina:* Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **44**. 138 (1912). — [2]) Vgl. hierzu *Bernheimer:* Handbuch der Augenheilkunde *(Graefe-Saemisch)*. 2. Aufl. **1**. 6. Kap. (1899).

in das verlängerte Mark an der Oberfläche des Zentralnervensystems und zieht von da aus zum Rectus externus.

Entsprechend dem mannigfaltigeren Innervationsgebiet liegen die Verhältnisse beim Okulomotoriuskern nicht so einfach, wie bei den genannten Augenmuskelkernen. Es lassen sich entsprechend den zu versorgenden Muskelgebieten verschiedene, räumlich getrennte Zellgruppen erkennen. In Abb. 128[1]) sind sie dargestellt, und zwar in der Ansicht von oben (durch die Vierhügelgegend hindurch). Man erkennt vorne zu beiden Seiten des Aquäduktes die paarigen, kleinzelligen Lateralkerne (*Westphal-Edinger*sche Kerne). Dann folgen die paarigen großzelligen Lateralkerne, und zwischen ihnen liegt der unpaarige, kleinzellige Medialkern.

Vom großzelligen Lateralkern, der den mächtigsten Teil des Okulomotoriuskerngebietes darstellt, werden die äußeren Augenmuskeln versorgt. In Abb. 129[2]) S. 268, sind die jedem Muskel entsprechenden Teilgebiete des großzelligen Lateralkerns angegeben, und zwar bedeutet 1 das Zentrum für den M. levator palpebrae superioris, 2 dasjenige für den M. rectus superior, dann folgt (3) das Zentrum für den Rectus internus, 4 stellt dasjenige für den M. obliquus inferior dar und 5 dasjenige für den M. rectus inferior. Die Nervenfasern jener Zellen, die zum Levator und ferner zum Rectus superior Beziehung haben, verlaufen zu den genannten Muskeln des Auges der gleichen Seite, d. h. es findet keine Kreuzung statt. Das Gegenstück stellen jene Bahnen dar, die zum Rectus inferior ziehen. Sie überschreiten die Mittellinie vollständig. Der Obliquus inferior und der Rectus internus erhalten von beiden Seiten Nervenfasern.

Abb. 128.



Die Gegend unter den Aquaeductus Sylvii in Horizontalprojektion (nach *Edinger*).

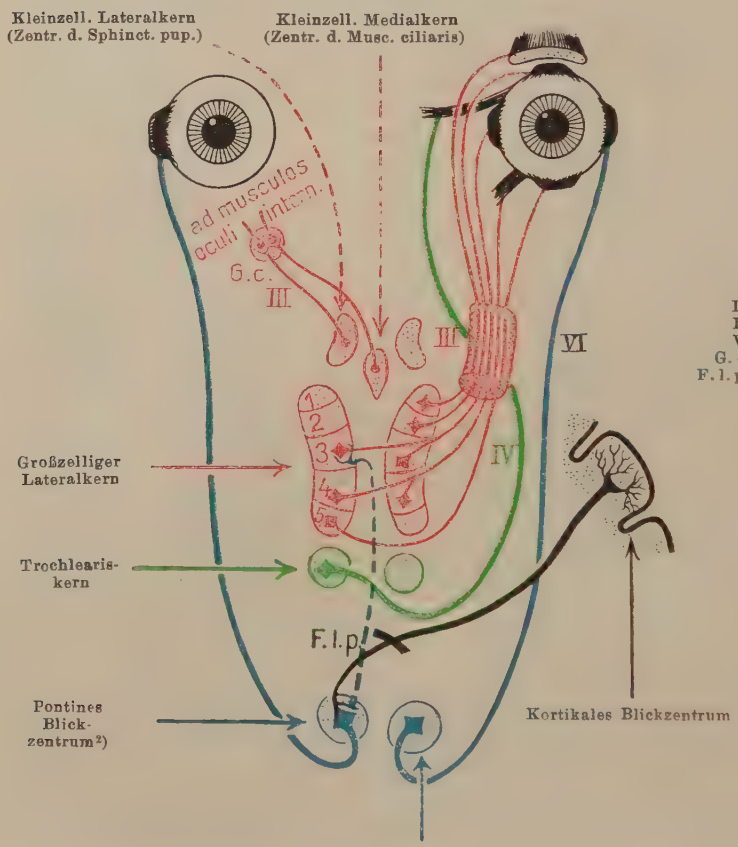
Die kleinzelligen Kerne des Okulomotorius versorgen die Binnenmuskeln des Auges. Der kleinzellige Medialkern stellt das Akkommodationszentrum dar, d. h. von ihm aus erfolgt die Innervation des Ziliarmuskels. Der *Westphal-Edinger*sche Kern innerviert den Sphincter pupillae. Es sei daran erinnert, daß in den zuletzt genannten Fällen glatte Muskulatur

[1]) Entnommen: *Robert Bing:* Gehirn und Auge. 2. Aufl. J. Bergmann, München 1923. — [2]) Entnommen: *R. Bing:* Kompendium der topischen Gehirn- und Rückenmarksdiagnostik. 6. Aufl. Urban & Schwarzenberg. 1925.

versorgt wird, und ferner daran, daß die periphere Bahn im Ganglion ciliare unterbrochen ist (vgl. hierzu S. 97, ferner Abb. 53, S. 96).

Hervorgehoben sei noch, daß die Augenmuskelfibrillen feiner sind als diejenigen der Skelettmuskeln. Ihre Anzahl ist deshalb pro Quadratmillimeter größer. Gewiß hängt diese Besonderheit mit ihrer feinen Einstellbarkeit und auch mit ihrer Ausdauer zusammen[1]). Es ist ferner berechnet worden, daß die Gesamtzahl der möglichen kleinsten Lateral-

Abb. 129.



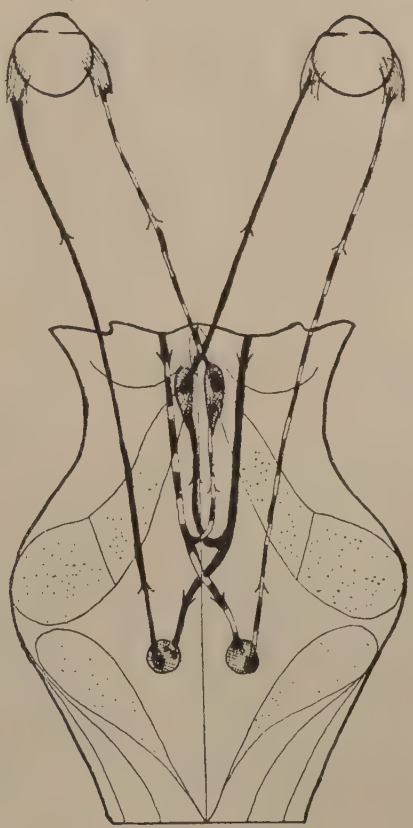
wendungen des Auges ausgehend von der Primärstellung bis zur maximalen Ablenkung der Blicklinie nach außen etwa 2600 beträgt. Die Auszählung der Nervenfasern, die im N. abducens vereinigt sind, beträgt etwa

[1]) Vgl. u. a. *W. B. Lancaster:* Transact. of the sect. on ophthalm. of the Americ. med. assoc. 133 (1923). — [2]) Zu dem eingezeichneten pontinischen Blickzentrum, das, wie das Schema zeigt, die Beziehung der kortikalen Blickzentren zu den Augenmuskelkernen vermittels des hinteren Längsbündels herstellen soll, ist zu bemerken, daß es anatomisch noch nicht festgestellt ist.

5300. Davon sind etwa 2600—3500 in ihrer Funktion motorisch. Auf Grund dieser Befunde ist geschlossen worden, daß der in so feiner Weise abstufbare Grad der Kontraktion der Augenmuskeln in Zusammenhang mit der Zahl der jeweilen in Erregung befindlichen Nervenfasern und damit derjenigen der zugehörigen Muskelfasern steht[1]).

Die Kenntnis der zu jedem Augenmuskel zugehörigen Zentren nebst den anschließenden Nervenbahnen vermag uns noch nicht zu erklären, wieso es kommt, daß je nach den vorhandenen Umständen beide Augen in vollendet genau assoziierter Weise zusammenarbeiten. Es müssen Vorrichtungen getroffen sein, die eine Reizzuleitung und -verteilung zu den einzelnen Kernzentren ermöglichen. Diese Aufgabe fällt einerseits dem hinteren Längsbündel zu, und ist andererseits durch direkte Verbindungen zwischen den gleichnamigen beiderseitigen Kernen gegeben. So ist der Abduzenskern, wie in Abb. 129 dargestellt, mit den auf der gleichen Seite liegenden Ursprungszellen der zum kontra-lateralen Rectus internus ziehenden Nervenfasern verknüpft. Dieser Umstand erklärt ohne weiteres, wieso es kommt, daß bei Seitenwendung der Rectus externus des einen Auges in genau eingestellter Weise mit dem Rectus internus des anderen Bulbus zusammenarbeitet. Man kann sich übrigens die Verbindung der genannten beiden Muskeln auch so denken, wie es in Abb. 130[2]) dargestellt ist, d. h. die frontale Blickbahn teilt sich im Augenmuskelkerngebiet in einen auf- und einen absteigenden Schenkel. Der erstere verläuft zum Zentrum des Rectus internus und der letztere zum Abduzenskern, und zwar wird in beiden Fällen das entsprechende Kerngebiet der anderen Seite innerviert.

Abb. 130.



Bei Konvergenzbewegungen haben wir ein gemeinsames Wirken der Recti interni beider Augen. Vielgestaltig sind die Beziehungen zwischen den Anteilen des Okulomotoriuskernes. Leider kennen wir sie noch nicht in allen Einzelheiten. Wird beim Affen die paarige Augenmuskelkernregion durch einen Medianschnitt durchgetrennt, dann hört jede gemeinsame Tätigkeit der Augen auf[3]).

---

[1]) *M. Chiba: Pflügers* Arch. **212**. 150 (1926). — [2]) Entnommen: *Anton Lutz:* Klinische Monatsbl. f. Augenheilkunde. **70**. 224 (1923). — [3]) *Bernheimer:* Handbuch der Augenheilkunde *(Graefe-Saemisch)*. 2. Aufl. **1**. 6. Kap. (1899).

Die erwähnte Beziehung des Kernes des Abduzens zu Zellgruppen, die den Rectus internus der gegenüberliegenden Seite mit Nervenbahnen versorgen, läßt sich sehr schön bei Störungen im Abduzenskerngebiet verfolgen. Zumeist findet man bei Störungen im Gebiete des Abduzenskernes infolge Ausfalls der durch das hintere Längsbündel vermittelten Beziehung zu den erwähnten Zellen, die zum kontralateralen Rectus internus gehören, zugleich mit der Lähmung des Rectus externus desjenigen Auges, das auf der gleichen Seite, wie der Erkrankungsherd liegt, eine solche des Rectus internus des anderen Auges (vgl. hierzu Abb. 129). Die Folge davon ist eine Déviation conjuguée beider Augen nach der Seite des nicht betroffenen Kerngebietes. Besonders wichtig ist, daß die Konvergenzbewegung beider Augen unberührt bleibt. Es ist nur die Zusammenarbeit von Rectus externus und internus gestört, nicht aber diejenige beider Recti interni. Übrigens ist eine isolierte Abduzenslähmung sehr selten. Sie ist fast stets mit einer Lähmung im Gebiete des Fazialis verknüpft. Dieser Umstand erklärt sich leicht daraus, daß dieser Nerv sich um den Abduzenskern herumschlingt (Fazialisknie). Wir erkennen auch hier wiederum, daß Ausfallserscheinungen im Anschluß an gut lokalisierbare Störungen in ganz besonders hervorragendem Maße zu prüfen gestatten, ob Vorstellungen über bestimmte Funktionen und insbesondere über assoziierte Zusammenarbeit von Muskelgebieten zurecht bestehen.

Im Anschluß an Ausfallserscheinungen, die nach Störungen, sei es nun des „supranukleären" Gebietes, d. h. des zentralen Neurons, sei es des nukleären und peripheren Gebietes, auftreten, wollen wir an eine Erscheinung anknüpfen, deren wir schon S. 256 gedacht haben. Wir haben auf den Befund hingewiesen, daß beide Augen beim Neigen des Kopfes nach den Schultern Rollbewegungen ausführen. Er führt uns unmittelbar zu der Fragestellung, von was für Einrichtungen die Augenstellungen abhängig sind. Es müssen offenbar beständig Reize in Wirksamkeit sein, die sich in einer ganz bestimmten Innervation der einzelnen Augenmuskeln auswirken. Jede Augenstellung ist das Ergebnis der Resultante der von den einzelnen Muskeln ausgeübten Wirkungen. Erschlafft sind sie nie, vielmehr zeigen sie stets einen bestimmten Spannungszustand, der das Ergebnis des augenblicklichen physikalisch-chemischen Geschehens in den einzelnen Muskelzellen darstellt. Man spricht, wie wir wiederholt zum Ausdruck gebracht haben, von einem Tonus der Muskulatur. Er kann gesteigert oder herabgesetzt sein. Von seiner Einstellung aus erfolgt auf bestimmte Impulse hin die Kontraktion des Muskels. Der in jedem Augenblick herrschende Tonus der Muskelzellen ist das Ergebnis fortlaufend auf sie erfolgender Einwirkungen von Seiten des Nervensystems. Dazu ist erforderlich, daß den motorischen Zentren Reize zufließen. Wir stehen übrigens bei jedem Muskel und jeder Muskelzelle dem gleichen Problem gegenüber. Es hat sich gezeigt, daß jene Reize, die den Tonus auf ein bestimmtes Niveau einstellen, — wenigstens zum Teil — vom Muskel selbst ausgehen. Der ganze augenblickliche Spannungszustand im Muskel wirkt erregend auf Stellen, die mit sensiblen Bahnen in Verbindung stehen. Die Erregung wird an bestimmten Orten im Zentralnervensystem (Rückenmark oder höhere Teile) auf motorische Zentren übertragen. Wir nennen die ganze Erscheinung einen Reflexvorgang. Wir sind schon mehrfach der eben geschilderten Einrichtung

begegnet. Wir können sie ganz allgemein als eine Selbststeuerung bezeichnen. Es sei an diejenige der Atmung erinnert[1]). Von den sensiblen Vagusendigungen aus wird Ein- und Ausatmung mit geregelt. Reizung des Nervus depressor[2]) wirkt sich in einer Erweiterung von Blutgefäßen und einer Herabsetzung der Stärke und der Frequenz der Herzkontraktionen aus. Die Kontraktion von Beugern veranlaßt reflektorisch Herabsetzung des Tonus der zugehörigen Strecker. Man spricht von einer antagonistischen Hemmung. Auch hier liegt eine Selbststeuerung vor. In dem sich kontrahierenden Muskel kommt es zur Auslösung von Reizen. Sie entsprechen in ihrer Intensität dem Grade der Verkürzung und Verdickung des Muskels. Das hat zur Folge, daß der Antagonist des betreffenden Muskels in seiner Spannung nachläßt, wodurch die in Frage kommende Bewegung erleichtert wird. *Sherrington*[3]), dem wir die Aufklärung dieser wichtigen, unausgesetzt ohne unser Zutun in einander greifenden Vorgänge verdanken, hat jene Reize propriozeptive genannt[4]).

Wir haben dieser wichtigen Einrichtungen hier gedacht, weil wir die Frage beantworten müssen, ob bei den Augenmuskeln propriozeptive Reize und an sie sich anschließende Reflexvorgänge auch eine Rolle spielen. Das ist nun in der Tat der Fall[5]). Die in Frage kommenden, von den Augenmuskeln ausgehenden sensiblen Nerven verlaufen mit den motorischen Bahnen zusammen in den Augenmuskelnerven[6]). Daher kommt es, daß bei der Ausschaltung der letzteren auch ihre Wirkung aufgehoben ist. Fehlt diese, dann zeigen die Antagonisten schleudernde Bewegungen. Es fehlt die „Bremsung".

Es spricht alles dafür, daß die Augenmuskeln nicht von einer wirklichen Ruhestellung aus auf bestimmte Impulse hin ihre Funktion ausüben, vielmehr findet unausgesetzt eine Innervation statt. Sie werden gewissermaßen beständig an Zügeln geführt. Erfolgt ein Impuls, dann findet stets gleichzeitig ein Einfluß auf den Antagonisten statt. Der sich kontrahierende Muskel — der Agonist — verkürzt sich. Gleichzeitig findet beim Antagonisten ein fein abgestuftes, an den Kontraktionsvorgang des Agonisten angepaßtes Nachlassen des Tonus statt, ohne daß indessen auch nur in einem Augenblick seine Versorgung mit Impulsen von Seiten des Nervensystems aufhören würde. Die Hemmung des tonisierenden Einflusses auf den Antagonisten ist zentral bedingt. In dieser Richtung ist der folgende Versuch von der allergrößten Bedeutung. *Sherrington* durchschnitt bei Affen auf der einen Seite, z. B. links, den N. oculomotorius und den N. trochlearis. Es verblieb nun nur noch der Abduzens. Die Folge dieses Eingriffes war, daß nach einigen Tagen das linke Auge nach außen schielte. Wurde jetzt das frontale Blickzentrum gereizt und eine konjugierte Rechtswendung der Bulbi veranlaßt, dann hatte das zur Folge, daß das linke Auge, wenn

---

[1]) Vgl. Physiol. II, S. 404. — [2]) Vgl. Physiol. II, Vorlesung 8. — [3]) *C. S. Sherrington:* Proceed of the royal soc. of London. B. **76**. 291 (1905); The integrative action of the nervous system. London 1906; J. of physiol. **38**. 196 (1907); Quart. j. of experim. physiol. **2**. 190 (1909); J. of physiol. **40**. 28 (1910). — [4]) Wir kommen in Vorlesung 21 noch eingehend auf dieses wichtige Forschungsgebiet zurück. — [5]) *H. E. Hering:* Neurol. Zbl. 1077 (1897). — *Guillery: Pflügers* Arch. **71**. 607 (1898). — Vgl. weiter Literatur über das Problem der zentralen Hemmungsvorgänge bei *H. E. Hering:* Ergebnisse der Physiol. *(Asher-Spiro).* **1**. (2). 503 (1902). — [6]) *F. Tozer* u. *C. S. Sherrington:* Proceed of the royal soc. London. **82**. 450 (1910).

auch langsamer als das rechte, aus seiner Schielstellung nach rechts bis etwa zur Mittelstellung wanderte. Die gleiche Feststellung ließ sich auch dann machen, wenn die Tiere einen Gegenstand, der vor ihren Augen nach rechts bewegt wurde, beobachteten. Sobald das rechte Auge sich nach rechts wendete, wanderte auch das linke nach rechts. Dieser Befund findet seine Erklärung darin, daß der Tonus des Rectus externus, der die Schielstellung des linken Auges veranlaßte, durch die zur Ausführung der erwähnten Augenbewegungen notwendigen Impulse herabgesetzt wurde.

Es wird ferner angenommen, daß im Laufe einer bestimmten Augenbewegung von Seiten des gedehnten Antagonisten im Anschluß an propriozeptive Reize, die in ihm entstehen, eine aktive Anspannung dieses Muskels (bzw. mehrerer Antagonisten, falls, was ja in der Regel der Fall ist, mehr als ein Augenmuskel sich in Tätigkeit befindet) hervorgerufen wird, durch die es zu einer Hemmung jener Bewegung kommt. Es wird auf diesem Wege eine mit einer gewissen Geschwindigkeit verlaufende Augenbewegung aufgefangen und gebremst. Es folgt somit unter Umständen der Herabsetzung des Tonus des Antagonisten automatisch eine Steigerung desselben.

Auch bei den Augenmuskeln hat man zur Kontrolle ihres Funktionszustandes den Nachweis von Aktionsströmen verwendet und gefunden, daß diese stets nachweisbar sind[1]). Ferner sind Muskelgeräusche[2]) feststellbar. Alle Beobachtungen stimmen mit der Vorstellung überein, daß die Augenmuskeln nie ganz ohne Einfluß von Seiten des Nervensystems sind.

Wir haben mit der erwähnten Feststellung eine bestimmte Einrichtung kennen gelernt, die bei der Regelung der Augenbewegungen eine bedeutsame Rolle spielt. Sie stellt jedoch nicht ihre einzige Selbststeuerung dar. Es ist nach allem, was wir bisher über den Sehvorgang kennen gelernt haben, leicht einzusehen, daß insbesondere beim binokularen Sehen einer genauen Einregulierung der Augenbewegungen eine sehr große Bedeutung zukommen muß. Würden die beiden Augen nicht bei allen Bewegungen auf das innigste zusammengekoppelt sein, dann müßte es fortwährend zu Doppelbildern kommen[3]). In der Tat treten solche in Erscheinung, wenn besonders darauf geachtet wird, woraus hervorgeht, daß die Bewegungen beider Augen nicht ganz genau gleich schnell erfolgen, jedoch machen sich sofort ausgleichende Fusionsbewegungen geltend. Das ist der Grund, weshalb nur unter besonderen Verhältnissen Doppelbilder im Laufe von raschen Augenbewegungen in Erscheinung treten.

Das genaue Studium der Augenbewegungen hat ergeben, daß jeder — auch der willkürlichen — Einstellung auf ein Objekt, das fixiert wird, eine Nachregulierung der Augenstellung folgt. Sie tritt ohne unser Zutun ein. Der optische Reiz bedingt zunächst eine grobe Einstellung. Dann folgt reflektorisch die feinere. Auch sie ist keine stabile. Ohne daß wir etwas davon bemerken, erfolgen, wie wir bereits S. 173 und 259 hervorgehoben haben, selbst dann, wenn wir mit größter Aufmerksamkeit ein Objekt fixieren,

---

[1]) Vgl. *P. Hoffmann:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 23 (1913). — Vgl. auch *H. Köllner* u. *P. Hoffmann:* Arch. f. Augenheilkunde. **90**. 170 (1922); **92**. 272 (1923). — [2]) *E. Hering:* Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. **79**. (3). 137 (1879). — [3]) *C. S. Sherrington:* Proceed. of the royal soc. **53**. 407 (1893); J. of physiol. **17**. 27 (1894). — Vgl. auch *N. Topolanski:* Arch. f. Ophthalm. **46**. 452 (1898). — Ferner *J. Schnabel:* Wiener klin. Wschr. 587 (1899). — Vgl. auch zu dem ganzen Probleme: *F. B. Hofmann:* Ergebnisse der Physiol. *(Asher-Spiro)*. **5**. (2). 599 (1906) (hier findet sich weitere Literatur). — *Guillery: Pflügers* Arch. **71**. 607 (1898). — *Hj. Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **27**. 65. 304 (1912).

kleine Augenbewegungen[1]). Die Exkursionen der Bulbi sind dabei klein. Aus dieser Feststellung geht hervor, daß die Bezeichnung Fixierpunkt nicht berechtigt ist, vielmehr stets eine Fixierfläche in Frage kommt. Die Ursache und die Bedeutung dieser Erscheinung ist nicht ganz klar. Man hat an Einflüsse von Seiten des Kreislaufes und der Atmung gedacht. Es handelt sich offenbar um ein Zurückholen des Bulbus aus fortwährend erfolgenden Abweichungen von der Fixierlage in diese.

Die Bewegungen des Bulbus sind in ihren verschiedenen Richtungen auf ihre Geschwindigkeit geprüft worden[2]). So hat man festgestellt, ob beim Blick nach oben bzw. nach unten bzw. nach der Seite eine größere Geschwindigkeit erreicht wird. Es ergaben sich dabei große individuelle Unterschiede. Ferner wurden die z. B. beim Lesen zutage tretenden Augenbewegungen verfolgt[3]). Es zeigte sich dabei ein Wechsel in ihnen. Längerer Fixierung folgt eine rasche Blickbewegung, worauf wieder der erstere Vorgang eintritt usw. Ist eine Zeile zu Ende gelesen, dann erfolgt rasch der Wechsel der erreichten Augenstellung.

Wir wollen uns nunmehr die Frage vorlegen, ob außer durch optische Reize und die eben erwähnten propriozeptiven noch andere Vorgänge auf die Augenstellung Einfluß haben. Wir haben immer noch keine Erklärung für die mit den Kopfbewegungen einhergehenden Augenbewegungen gegeben. Es sind die folgenden beobachtet[4]). Bei seitlicher Neigung des Kopfes (Drehung um die sagittale Achse) erfolgt, wie S. 256 mitgeteilt, eine parallele Rollung beider Augen um die Gesichtslinie in einer der Kopfbewegung entgegengesetzten Richtung. Angestrebt wird eine Vertikalstellung der mittleren Längsschnitte der Retina. Erfolgt Hebung oder Senkung des Kopfes (Drehung um die frontale Achse), dann tritt eine gleichsinnige Drehung beider Augen ein. Die Augen bleiben dabei annähernd in ihrer früheren Richtung stehen. Diese Erscheinung läßt sich im allgemeinen nur dann „rein" verfolgen, wenn den Augen keine Gelegenheit zur Fixierung eines Objektes gegeben wird. Der erwähnte Reflex läßt sich am besten bei Blinden oder bei Sehenden bei geschlossenen Augen verfolgen. Man betastet dabei im letzteren Falle die Stellung der Bulbi durch die Augenlider[5]). Schließlich kann der Kopf noch um seine vertikale Achse gedreht werden. Es kommt dabei zur Seitenwendung des Kopfes. Es erfolgt, falls Fixierung vermieden wird, eine der Richtung der Kopfdrehung entgegengesetzt gerichtete Seitwärtsbewegung der Augen[6]). Dabei bleiben

---

[1]) *E. Marx* und *W. Trendelenburg:* Z. f. Sinnesphysiologie. **45**. 87 (1911); **47**. 79 (1913). — *Hj. Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **27**. 65, 304 (1912). — *A. Verweij:* Arch. néerl. de physiol. **3**. 76 (1918). — *A. Kestenbaum:* Z. f. Augenheilkunde. **45**. 97 (1921); Arch. f. Ophthalm. **105**. 799 (1921). — [2]) Vgl. z. B. *Guillery: Pflügers* Arch. **73**. 87 (1898). — *A. Brückner: Pflügers* Arch. **90**. 73 (1902). — *O. Weiss:* Z. f. Physiol. der Sinnesorgane. **45**. 313 (1911). — [3]) *Erdmann* und *Dodge:* Psycholog. Untersuchungen über das Lesen. Niemeyer, Halle 1898. — *R. Dodge* und *Th. S. Chine:* Psychol. reviews. 8. 145 (1901). — [4]) Die ersten Beobachtungen über die nach Drehbewegungen auftretenden Augenreaktionen stammen von *Erasmus Darwin:* Zoonomia on the laws of organic life. **1**. 337. London 1801. — Vgl. ferner *J. Purkinje:* Med. Jahrb. **6**. 70 (1820). — *J. Breuer:* Med. Jahrb. 72 (1874). — *A. Högyes:* Über den Nervenmechanismus der assoziierten Augenbewegungen. Urban & Schwarzenberg, 1913. — [5]) *Kreidl: Pflügers* Arch. **51**. 119 (1892). — [6]) *J. Breuer:* Medizin. Jahrb. der Gesellschaft der Ärzte. Wien. 72 (1874). — *St. v. Stein:* Die Lehre von den Funktionen der einzelnen Teile des Ohrlabyrinthes. Übersetzt von *C. v. Krzywicki.* G. Fischer, Jena 1894 (mit Literaturangaben bis 1894). — Vgl. insbesondere das Werk von *R. Magnus:* Körperstellung. Julius Springer, Berlin 1924.

diese zunächst hinter der Drehung des Kopfes zurück, um nachträglich durch rasche Bewegungen das Zurückbleiben auszugleichen. Sehr schön lassen sich die zuletzt genannten Augenbewegungen verfolgen, wenn man den ganzen Körper um seine Vertikalachse dreht. Es bleiben dabei die Augen zunächst etwas hinter der Kopfdrehung zurück. Sie vollziehen eine kompensatorische Bewegung in horizontaler Richtung zur Festhaltung der ursprünglichen Blickrichtung. Es folgt dann eine rasche, ruckweise Bewegung zur Erreichung der Mittellage des Auges. Wieder setzt eine, sich wesentlich langsamer vollziehende kompensatorische Bewegung in einer der Drehrichtung des Körpers entgegengesetzten Richtung ein, und daran anschließend bewegen sich die Augen wieder rasch in der Drehrichtung und so fort. Es findet also ein regelmäßiger Wechsel von langsamen und raschen Augenbewegungen statt. Man hat die ganze Erscheinung als Nystagmus (= Schwankungen) bezeichnet und spricht im besonderen von einem Drehnystagmus. Seine Richtung wird nach der schnellen Bewegung der Bulbi bezeichnet. Sie stellt unzweifelhaft einen von der langsamen Bewegung abhängigen Vorgang dar. Ihr Zustandekommen ist noch nicht aufgeklärt[1,2]). Wird die Drehung des Körpers bei gleichbleibender Geschwindigkeit fortgesetzt, dann kommt schließlich der Nystagmus zum Stillstand. Anschließend erfolgt dann ein entgegengesetzter Nystagmus. Hört dann die Drehung auf, dann zeigt sich ein in seinen Erscheinungen abwechselnder Nachnystagmus, der in der Richtung teils dem ursprünglichen Nystagmus gleich, teils entgegengesetzt ist[3]).

In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß beim Betrachten naheliegender Objekte während der Eisenbahnfahrt gleichfalls ein Nystagmus zu beobachten ist (genannt Eisenbahnnystagmus oder allgemeiner optischer Bewegungsnystagmus). Die Augen sind eine Zeitlang auf einen vorübergehenden Gegenstand eingestellt und bleiben hinter der Kopfbewegung zurück, um sich dann mit einem Ruck in der Richtung der Kopfdrehung zu bewegen. Es wird ein neues Objekt fixiert. Wieder folgen ihm die Augen relativ langsam, bis es verschwunden ist, und wieder erfolgt die ruckweise Neueinstellung usw. Diese Art von Nystagmus tritt nur dann auf, wenn Objekte, die wirklich oder scheinbar ihren Ort wechseln, fixiert werden, während der Drehnystagmus auch bei geschlossenen Augen in Erscheinung tritt. Blickt man in der fahrenden Eisenbahn in die weite Ferne, d. h. ohne Fixierung bestimmter Objekte, oder blickt man auf einen Gegenstand im Eisenbahnabteil, dann bleibt der Nystagmus aus. Optischer Bewegungsnystagmus tritt auch dann in Erscheinung, wenn bei stillgestelltem Kopf ein System von bewegten Streifen fixiert wird[4]). Es ist von

[1]) Vgl. u. a. *M. Bartels:* Arch. f. Ophthalmol. **76**. 1 (1910); **77**. 531 (1910); **78**. 129 (1911); **80**. 207 (1911). — *H. Köllner* und *P. Hoffmann:* Arch. f. Augenheilkunde. **90**. 170 (1922). — *A. de Kleyn:* Arch. f. Ophthalmol. **107**. 480 (1922). — *Scharnke:* Arch. f. Psychiatrie und Nervenkr. **65**. 249 (1922). — [2]) Vgl. über Auslösung von Nystagmus durch Reizung bestimmter Rindenfelder *R. Bárány, P.* und *O. Vogt:* J. für Psychol. u. Neurol. **30**. 87 (1923). — [3]) Vgl. hierzu *Buys:* Monatsschr. f. Ohrenheilkde. **47**. 675 (1913). — *Schilling:* Arch. f. Ohrenh. **104**. 120 (1919). — *Grahe:* Z. f. Hals-, Nasen- und Ohrenkh. **3**. 550 (1922). — *T. Masuda: Pflügers* Archiv. **197**. 1 (1922). — *M. H. Fischer* und *E. Wodak:* Z. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenkrankh. **3**. 198 (1922). — *R. Dodge:* J. of experim. psychol. **6**. 1 (1923). — [4]) *J. Ohm:* Münchener med. Wschr. 1451 (1921). — *G. V. Th. Borries:* Archiv für Ohren-, Nasen- und Kehlkopfkr. **110**. 135 (1922). — *R. Bárány:* Arch. f. Augenheilkde. **88**. 139 (1921). — *M. Bartels:* Arch. f. Ophthalmol. **110**. 426 (1923).

großem Interesse, daß bei Störungen im Gebiete der okzipitalen Blickbahn der erwähnte Nystagmus, auch optomotorischer genannt, nach der dem Herde entgegengesetzten Seite ausfällt. Es handelte sich in den beobachteten Fällen um solche, bei denen zugleich Hemianopsie infolge einer Leitungsunterbrechung in der Sehbahn vorhanden war. Es fehlte der Nystagmus in der Richtung nach der blinden Seite des Gesichtsfeldes [1]).

Die erwähnten Reaktionen der Augen auf Lagewechsel des Kopfes sind ohne Zweifel als Ausgleichsvorgänge zur Festhaltung einer bestimmten Augenstellung aufzufassen [2]). Sie ermöglichen es uns, bei Bewegungen des Kopfes, insbesondere der kleineren, die z. B. beim Gehen erfolgen, die Beobachtungsrichtung beizubehalten. Es ist von großem Interesse, daß bei Tieren, bei denen die Augen seitlich liegen, und eine vollständige Kreuzung der Sehnerven vorhanden ist, und bei denen somit beide Augen im Sehvorgang unabhängig von einander sind, jene Einrichtungen, die nicht von optischen Reizen aus die Augenstellungen regulieren, einen sehr hohen Grad der Ausbildung besitzen, während bei solchen — und das gilt insbesondere auch für den Menschen —, bei denen die Augen frontal liegen und Beziehungen zu beiden Großhirnhemisphären haben, die optischen Einflüsse von überragender Bedeutung für die Bewegungen der Augen sind [3]). Wir können das schon daran erkennen, daß jene Erscheinungen, die bei Drehungen des Kopfes zu erwarten sind, nur dann bei uns in ausgesprochenem Maße zum Vorschein kommen, wenn optische Reize möglichst ausgeschaltet werden [4]). Wird durch Drehen des Körpers Drehnystagmus hervorgerufen, dann stellt er keine reine Erscheinung dar, weil stets zugleich auch optischer Bewegungsnystagmus vorhanden ist.

Der reine Drehnystagmus ist von den Funktionen des Labyrinthes abhängig [5]). Von ihm aus wird er reflektorisch bedingt. Wir werden bei der Besprechung der Funktionen der Labyrinthsinnesorgane auf dieses so außerordentlich interessante Gebiet zurückkommen. Hier wollen wir nur auf jene Vorgänge eingehen, die uns Anhaltspunkte für die Erkenntnis jener Einrichtungen vermitteln, die der Einregulierung der Bewegungen der Bulbi dienen. Die Zentren für die Drehreaktion und das Zustandekommen des Drehnystagmus liegen im Hirnstamm [6]). Auch nach Exstirpation des Großhirnes ist jene Reaktion auslösbar. Auch das Kleinhirn kann entfernt werden [6]), ohne daß das Zustandekommen des Drehnystagmus aufgehoben wäre.

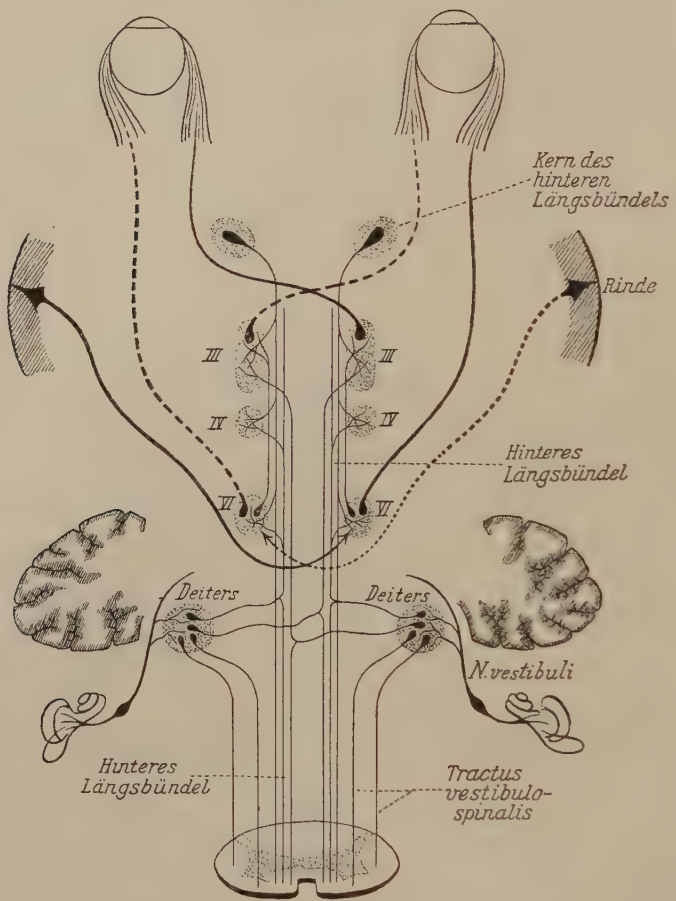
Wir wollen hier nur flüchtig bemerken, daß angenommen wird, daß Bewegungsvorgänge in der in den halbkreisförmigen Kanälen des Labyrinthes eingeschlossenen Endolymphe es sind, die den adäquaten Reiz für Sinnesepithel darstellen, das in den Ampullen enthalten ist. Den genaueren Mechanismus werden wir später besprechen. Die Erregung wird auf der Bahn des Nervus vestibularis zentripetal geleitet [7]). Dessen

---

[1]) Vgl. hierzu *R. Cords:* Münchener medizin. Wochenschrift. **72**. 2003 (1925). — [2]) Vgl. hierzu *F. C. Donders: Pflügers* Archiv. **13**. 373 (1876). — [3]) *R. Magnus:* Körperstellung. J. Springer, Berlin 1924. — Vgl. auch *R. H. Clarke:* Brain. **31**. 138 (1908). — [4]) *H. Gertz:* Zeitschr. f. Sinnesphysiol. **49**. 29 (1916). — *M. Bartels:* Arch. f. Ophthalm. **110**. 426 (1923); Z. f. Hals-, Nasen- und Ohrenhkde. **5**. 48 (1923). — *R. Dodge:* J. of experim. psychol. **6**. 169 (1923). — [5]) *A. Högyes:* Über den Nervenmechanismus der assoziierten Augenbewegungen (übersetzt von *Martin Sugár*). Urban & Schwarzenberg, 1913. — [6]) *R. Magnus* und *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **178**. 124 (1920); vgl. auch *Köllner*: Klin. Wochenschr. **1**. 1138 (1922). — *N. Kleitman* und *A. de Kleyn:* Americ. j. of physiol. **69**. 160 (1924). — [7]) Vgl. die genaueren Angaben in Vorlesung 23.

Kerngebiet hat unter anderem Beziehungen zum hinteren Längsbündel. Dieses vermittelt die Überleitung von Erregungen, die von dem genannten Sinnesepithel ausgehen, zu den Augenmuskelkernen (vgl. hierzu auch S. 269). Damit ist die Verbindung zwischen Labyrinth und Augenmuskeln geknüpft (vgl. hierzu Abb. 131)[1]). Sie stellen eines der Erfolgsorgane des Vestibularisgebietes dar. Es spricht manches dafür, daß die eben geschilderte Beziehung noch anderer Art sein dürfte, nämlich im Sinne einer Er-

Abb. 131.



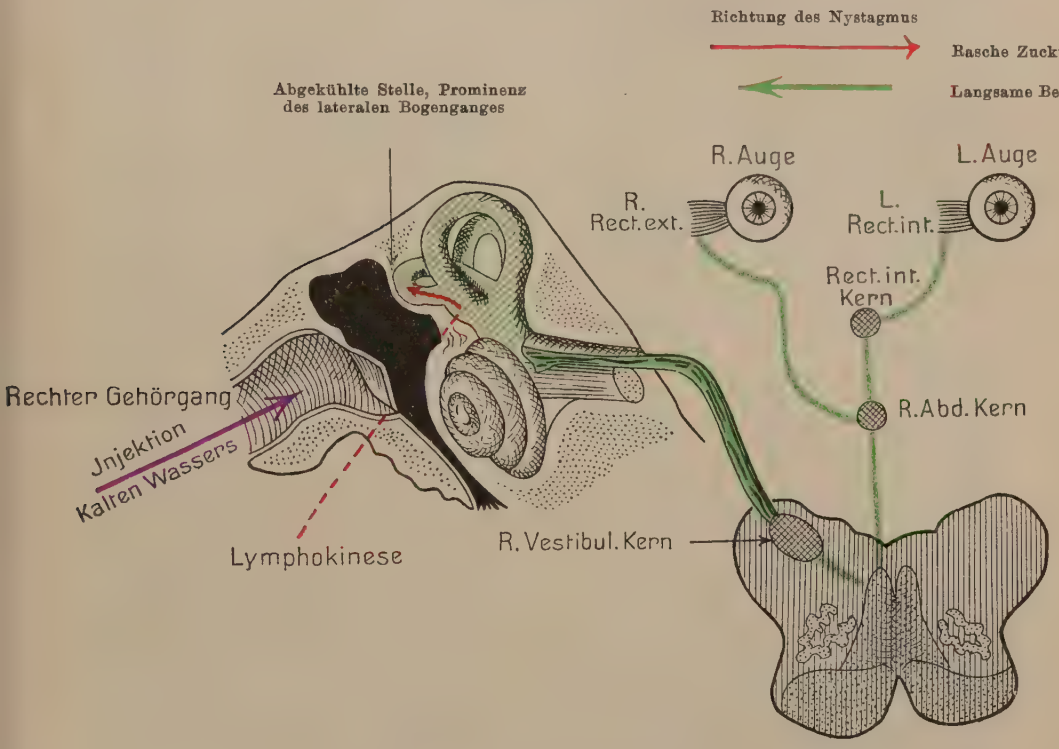
regungsübertragung auf das supranukleäre Innervationsgebiet der Augenmuskeln. Es ist leicht möglich, daß direkte und indirekte Beziehungen zwischen Vestibularis und den Augenmuskelnerven zugleich vorhanden sind.

Es sei hier kurz erwähnt, daß sich Nystagmus außer auf die erwähnten Arten auch dadurch hervorrufen läßt, daß vom äußeren Gehörgang aus ein Reiz ausgeübt wird[2]). Spritzt man kaltes Wasser in diesen ein, dann tritt ein

[1]) Entnommen: *Emil Villiger:* Gehirn und Rückenmark. 8—10. Aufl., Wilhelm Engelmann, Leipzig 1922. — [2]) *Bárány:* Monatsschr. f. Ohrenh. **40**. 191 (1906).

Nystagmus auf, der nach der gegenüberliegenden Seite gerichtet ist (die Richtung bezieht sich auf den schnellen Anteil an der Gesamtbewegung, vgl. S. 274). Verwendet man warmes Wasser, so erfolgt Nystagmus nach der Seite des ausgespritzten Ohres[1]). *Bárány* ist der Meinung, daß die Erregung des Sinnesepithels in den Ampullen, wie folgt, zustande kommt. Durch die Abkühlung bzw. Erwärmung kommt eine entsprechende Beeinflussung der Endolymphe in dem lateralen Bogengang zustande. Dieser wird, wie Abb. 132[2])

Abb. 182.



Schema zum kalorischen Nystagmus.

zeigt, in erster Linie von Reizen, die in der Tiefe des äußeren Gehörganges ausgeübt und dem mittleren Ohr übermittelt werden, getroffen. Bei

[1]) Die ersten Beobachtungen über thermische Reizung des Labyrinthes stammen von *Brown-Séquard:* Course of lectures on the physiology and pathol. of the central nervous system. Philadelphia. Lecture 12 (1860). — *E. Hitzig:* Physiol. und klin. Betrachtungen über das Gehirn. Gesammelte Abh. Teil 1. Untersuchungen über das Gehirn. 389. Berlin 1904. — *Loewenberg:* Arch. f. Augen und Ohr. **3**. 1 (1873). — *A. Bornhardt: Pflügers* Arch. **12**. 471 (1876). — *C. Spamer:* Ebenda. **21**. 479 (1880). — *S. Baginski:* Biol. Zbl. **1**. 442 (1881/82); vgl. vor allem *J. Breuer: Pflügers* Arch. **44**. 135 (1889). — *R. Bárány:* Monatsschr. f. Ohrenhlk. **40**. 229 (1906). — *J. Kubo: Pflügers* Arch. **114**. 143 (1906). — *A. de Kleyn* und *W. Storm van Leeuwen:* Arch. f. Ophthalm. **94**. 316 (1917); **107**. 109 (1922). — *G. V. Th. Borries:* Arch. f. Ohren-, Nasen- und Kehlkopfkrankh. **113**. 117 (1925). — *G. Dohlmann:* Acta oto-laryngol. Suppl. **5**. 1 (1925). — *S. H. Mygind:* J. of laryngol. and otol. **40**. 444 (1925). — *M. H. Fischer: Pflügers* Arch. **213** (1926). — [2]) Entnommen: *Robert Bing:* Gehirn und Auge. 2. Aufl. J. F. Bergmann, München 1923.

erfolgter Abkühlung soll nach *Bárány* eine Endolymphströmung nach der abgekühlten Stelle hin erfolgen (Volumenverminderung an diesem Orte). Wird umgekehrt erwärmt, dann strömt die Endolymphe in entgegengesetzter Richtung [1]). Wir werden später erfahren, daß angenommen wird, daß die in den Ampullen vorhandenen Sinnesepithelien durch das Andrängen von Endolymphe oder durch deren entgegengesetzte Bewegung in Erregung versetzt werden. Je nach der „Stoßrichtung" ist der Erfolg ein verschiedener. Dieser allgemeinen Vorstellung von der Beeinflussung des erwähnten Sinnesepithels im Sinne eines Reizes ordnen sich die beim sog. kalorischen Nystagmus gemachten Beobachtungen gut ein.

In beiden Fällen, d. h. bei der Abkühlung und der Erwärmung, erfolgt Weiterleitung der Erregung durch den N. vestibularis und Übertragung auf das Abduzenszentrum und von da aus mittels des hinteren Längsbündels weiter zum Zentrum des kontralateralen Rectus internus (vgl. dazu S. 269). Je nach der Art des Reizes erfolgt die Seitenwendung der Bulbi in der einen oder anderen Richtung.

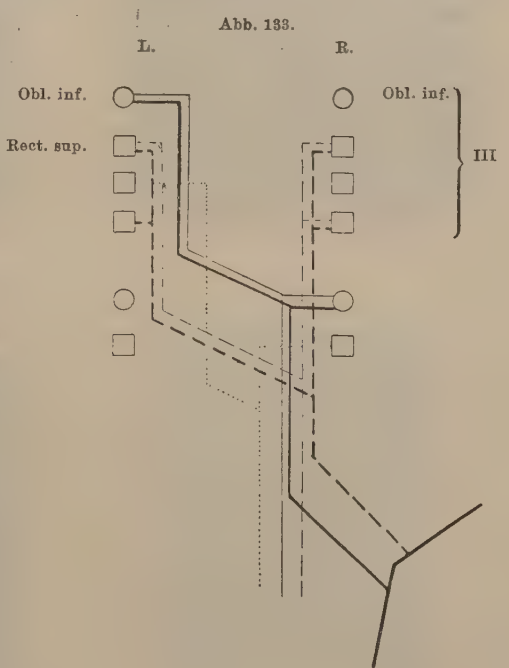
Man beobachtet ferner Nystagmus, wenn man Elektroden an die Gegend der Ohren anlegt und einen galvanischen Strom quer durch den Schädel hindurch sendet. Man hat von einem galvanischen Nystagmus gesprochen [2]).

Außer den erwähnten Einflüssen auf die Bewegungen der Augen gibt es noch sog. tonische Haltungsreflexe der Augenmuskeln, die länger dauernde kompensatorische Augenstellungen bewirken. Auch sie sind in der Tierreihe je nach der Anordnung der Augen und den Beziehungen beider zu je einer Großhirnhemisphäre oder zu beiden zugleich von ganz verschiedener Bedeutung; ferner sind sie auch entsprechend ganz verschieden ausgebildet. Beim Menschen sind sie noch wenig untersucht. Es scheint jedoch, daß bei ihm die Verhältnisse ähnlich liegen wie bei den Affen [3]). Es ist von größtem Interesse, daß die Feststellung des Vorhandenseins derartiger Reflexe am besten in schwacher Narkose gelingt. Es muß die übermächtige optische Einstellbewegung beseitigt oder doch in ihrer Wirkung herabgemindert sein, damit sie deutlich in Erscheinung treten. Beim Studium der genannten Reflexe muß Vorsorge getroffen werden, daß nicht solche anderer Art zur Auslösung kommen, wie z. B. Drehreflexe. Sie können vom Labyrinth (Statolithenapparat) [4]) und vom Halse [5]) aus ausgelöst werden. Man hat sie auch tonische Labyrinth- und Halsreflexe genannt. Beim Menschen liegen folgende Beobachtungen vor. Bei gemeinsamer Neigung von Rumpf und Kopf zur Seite wurde parallele Rollung der Augen beobachtet. Es liegt in diesem Falle ein vom Laby-

[1]) Vgl. u. a. *Kallmann: Passows* Beitr. **5**. 91 (1912). — *Grahe:* Ebenda. **15**. 167 (1920). — *Brünings:* Z. f. Ohrenh. **63**. 20 (1911). — *Uffenorde: Passows* Beitr. **5**. 332 (1912). — *Wodak:* Monatsschr. f. Ohrenh. **56**. 826 (1922). — *S. Fujimori:* Z. f. Biol. **82**. 1 (1924). — *G. Schmaltz* und *Völger: Pflügers* Arch. **204**. 708 (1924). — *G. Schmaltz:* Ebenda. **207**. 125 (1925); **208**. 424 (1925). — *G. V. Th. Borries:* Monatsschr. f. Ohrenh. **56**. 30 (1922); Arch. f. Ohren-, Nasen- und Kehlkopfh. **113**. 117 (1925). — *Boeters:* Z. f. Ohrenh. **71**. 77 (1924). — *H. Frenzel:* Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfh. **113**. 233 (1925). — [2]) Vgl. weitere Forschungen über Nystagmus und die Beziehungen der einzelnen Bogengänge mit den zugehörigen Ampullen zu den einzelnen Augenmuskeln bei *Johann Ohm*: Das Augenzittern als Gehirnstrahlung. Urban & Schwarzenberg, Berlin u. Wien 1925. — [3]) Vgl. hierzu *R. Magnus:* Körperstellung. l. c. S. 187 ff. — [4]) Vgl. hierzu *A. de Kleyn* u. *R. Magnus: Pflügers* Arch. **186**. 6 (1921). — Vgl. auch *K. Beck:* Z. f. Sinnesphysiol. **44**. 135 (1912). — [5]) *R. Bárány:* Zentralbl. f. Physiol. **20**. 298 (1907). — *J. v. Hoeve* u. *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **169**. 241 (1917). — *A. de Kleyn* u. *R. Magnus: Pflügers* Arch. **178**. 179 (1920). — *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **186**. 82 (1921).

rinth ausgelöster Reflex vor. Wurden Rumpf und Kopf gemeinsam gehoben und gesenkt, dann hatte das keinen Einfluß auf die Augenstellung. Eine Reaktion zeigte sich, wenn der Kopf für sich gehoben oder gesenkt wurde[1]). Es traten Vertikalabweichungen der Bulbi auf. Horizontalabweichungen beobachtete *Bárány*[2]) bei Neugeborenen in den ersten zwei Tagen nach der Geburt und an Frühgeburten vom 7.—8. Monat. Wurde bei solchen der Kopf in Rückenlage des Körpers fixiert, und dann der Rumpf um die Wirbelsäule als Achse um mindestens 90° z. B. nach links gedreht, dann erfolgte eine Abweichung beider Augen nach links, und zwar als Dauerreaktion. Es handelt sich in diesem Falle um einen vom Halse aus ausgelösten Reflex. Weiterhin wurde bei einem Kinde, das einen großen Hirntumor aufwies, folgendes festgestellt[3]). Wurde der Kopf festgehalten und der Rumpf z. B. von der Seitenlage in Rückenlage übergeführt, so traten entsprechende Horizontalabweichungen der Augen in Gestalt einer Dauerreaktion auf. In Abb. 133[4]) sind in Form eines Schemas die zentralen Verbindungen für die Auslösung der kompensatorischen Augenstellungen beim Affen wiedergegeben.

Abb. 133.



Während somit über Beeinflussung von Augenbewegungen auch beim Menschen zahlreiche Beobachtungen vorliegen, ist die Zahl der Feststellungen über kompensatorische Augenstellungen sehr gering. Es zeigt uns das, daß bei uns offenbar Reflexe, die vom Labyrinth und vom Hals ausgelöst werden, und die Einfluß auf die Überführung der Augen in eine bestimmte, so lange bestehenbleibende Lage, bis ein neuer Reiz wirksam wird, haben, keine große Rolle spielen. Es bedeutet das nun nicht, daß bei uns der Tonus der Augenmuskeln dem Einfluß des Labyrinthes entzogen ist. Vielmehr dürfte er beständig wirksam sein, und zwar stehen die Muskeln beider Augen bei Mittelstellung unter annähernd der gleichen tonischen Einwirkung[5]). Bei Veränderung der Körperstellung erfolgt dann eine entsprechende Verschiebung des Einflusses des einen oder anderen Labyrinthes.

[1]) *A. de Kleyn* u. *Stenvers:* Nederl. tijdschr. v. geneesk. **1**. 486 (1922). — Vgl. auch *P. Schuster:* Deutsche Z. f. Nervenheilk. **70**. 97 (1921). — [2]) *R. Bárány:* Acta otolaryngologica. **1**. 97 (1918). — [3]) *A. de Kleyn* u. *Stenvers* in *R. Magnus:* Körperstellung. J. Springer, Berlin 1924. — [4]) Entnommen: *R. Magnus:* Körperstellung. S. 189. J. Springer, Berlin 1924. — [5]) Vgl. *R. Magnus:* Körperstellung. l. c. S. 167 ff.

Es ist nicht möglich, einen klaren Einblick in die Beziehungen zwischen den einzelnen Reflexen und den Augenbewegungen und -stellungen zu erhalten, wenn wir ausschließlich die am Menschen gemachten Erfahrungen dazu verwerten. Zunächst dürfen wir nicht außer acht lassen, daß in Wirklichkeit nicht bald dieser, bald jener Reflex zur Geltung kommt, vielmehr finden kombinierte Einflüsse, die gleichzeitig oder nach einander zur Geltung kommen, statt. Der Kopf oder auch der ganze Körper wird

Abb. 134.

Abb. 135.

Abb. 136.

Abb. 137.

gedreht —, der Drehreflex kommt zur Geltung — und anschließend wird vielleicht der Kopf gesenkt (Halsreflex). Wenn auch die optischen Reflexe bei uns alle anderen übertönen, so zeigen doch manche Erscheinungen, die im Anschluß an Störungen auftreten, daß die übrigen Reflexe nicht ohne Bedeutung sind[1]). Wir wollen in aller Kürze an einem Beispiel zeigen, wie sich die tonischen Reflexe bei Tieren auswirken, deren Augen nicht als eine Einheit zu betrachten sind. Halten wir uns an die von

[1]) Vgl hierzu *Fritz Hartmann:* Zentralbl. f. Neurol. u. Psychiatrie. Im Erscheinen.

de Kleyn und *Magnus* gegebene Schilderung ihrer so reichen Erfahrungen am Kaninchen[1]).

Zunächst ist hervorzuheben, daß zu jeder Lage des Kopfes im Raume eine bestimmte Augenstellung gehört[2]). Geregelt wird diese einerseits vom Labyrinth und andererseits vom Halse aus im Anschluß an Veränderungen der Lage des Kopfes zum Rumpfe. In Wirklichkeit sind es in der Regel Labyrinth- und Halsreflexe, die für eine bestimmte Augenstellung maßgebend sind. Zur Feststellung der Bedeutung der ersteren Reflexe wurde der Exstirpationsversuch herangezogen. In Abb. 134[3]) erkennt man das linke Auge eines Kaninchens vor der Labyrinthexstirpation. Der Kopf befindet sich in Normalstellung. Der senkrechte Strich bedeutet ein Richtlot (Faden mit angehängtem Gewicht). Auf der Kornea ist ein Kreuz angebracht, damit man Stellungsänderungen des Bulbus leicht erkennen kann. Nach der Labyrinthexstirpation zeigt das Auge in Normalstellung des Kopfes die gleiche Lage, wie bei Vorhandensein der beiden Labyrinthe (s. Abb. 135)[3]). Wird dagegen der Kopf so eingestellt, daß die Schnauze nach oben steht, dann erfolgt bei Vorhandensein der Labyrinthfunktion eine Rollung des Auges, und zwar so, daß es mit dem oberen Korneapol nasalwärts gedreht wird (vgl. Abb. 136)[3]). Fehlen die Labyrinthe, dann bleibt das Auge bei der Kopfhebung in der Ausgangsstellung stehen (vgl. Abb. 137)[3]).

Wird ein Kaninchen um die sagittale Achse gedreht — ausgehend aus der Normalstellung in die rechte Seitenlage und von da über die Rückenlage und linke Seitenlage in die Normallage zurück —, dann ereignet sich folgendes[4]). In der rechten Seitenlage befindet sich das linke Labyrinth oben und das rechte unten. Das erstere übt in der erwähnten Lage einen nur unwesentlichen oder auch gar keinen Einfluß auf den Rectus superior und inferior beider Augen aus, dagegen ist die Einwirkung des rechten Labyrinthes auf die beiden Muskeln maximal, und zwar werden der rechte Rectus superior und der linke Rectus inferior zur maximalen Kontraktion gebracht[5]). Das hat zur Folge, daß das rechte Auge maximal nach oben und das linke maximal nach unten abgelenkt wird. Wird das Kaninchen nunmehr in Rückenlage (oder in Normalstellung) übergeführt, dann geht der Erregungszustand des rechten Labyrinthes zurück. Das hat zur Folge, daß die beiden Augen mehr und mehr in Mittelstellung übergehen. Dreht man nunmehr den Kopf in die linke Seitenlage, dann gehen vom linken Labyrinth lebhafte Erregungen aus, während das rechte ohne besonderen Einfluß ist. Es stellt sich maximale Kontraktion des linken

---

[1]) Vgl. *R. Magnus:* Körperstellung. 147 ff. J. Springer, Berlin 1924. — Vgl. auch *A. v. Graefe:* Arch. f. Ophthalm. **1**. 1 (1854). — *J. Breuer:* Wiener med. Jahrb. Heft 1 (1874). — *A. Högyes:* Ann. der Akad. d. Wissensch., Budapest. **10**, **11**, **14** (1881—1883). Übersetzt in Monatsschr. f. Ohrenheilkunde. **46**. 809 (1912). — [2]) *J. van der Hoeve* u. *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **169**. 241 (1917). — [3]) Entnommen: *R. Magnus:* l. c. 165. — [4]) Vgl. hierzu *A. de Kleyn* und *R. Magnus: Pflügers* Arch. **178**. 179 (1920); **186**. 6 (1921). — [5]) Wir werden bei Besprechung der dem N. vestibularis-Gebiet angehörenden Sinneszellen die Gründe genauer angeben, weshalb je nach Lage des Labyrinthes bald eine Erregung stattfindet, bald nicht. Wir werden dann auch erfahren, daß für den Labyrinthreflex das im Sacculus enthaltene Sinnesepithel in Betracht kommt, und zwar ist es die Lage der Statolithen, die maßgebend für den Erregungszustand ist. *R. Magnus*, dem wir diese wichtige Entdeckung verdanken, spricht kurzer Hand von einem Sacculusreflex.

Rectus superior und des rechten Rectus inferior ein. Das linke Auge ist dorsal- und das rechte ventralwärts abgelenkt.

Erfolgt die Drehung um die Bitemporalachse, dann ergeben sich fast gar keine Vertikalabweichungen, und zwar deshalb, weil die beiden Labyrinthe dauernd symmetrisch zu einander stehen. Sie sind dagegen maximal, wenn die Drehung von der Seitenlage ausgehend um die dorsoventrale Achse erfolgt. Der Kopf ist zunächst in Seitenlage, dann erfolgt Drehung der Schnauze nach unten. Hierbei stehen die beiden Labyrinthe symmetrisch. Hierauf folgt Drehung des Kopfes in Seitenlage mit maximaler Augenabweichung. Gelangt die Schnauze nach oben, dann haben wir wieder eine symmetrische Lage der Labyrinthe und dementsprechend Mittelstellung der Bulbi. In die Ausgangslage zurückgekehrt — Seitenlage — treffen wir wieder auf eine asymmetrische Lage der beiden Labyrinthe und dem entsprechend auf maximale Abweichung beider Augen.

Erwähnt sei noch, daß bei Ausschaltung eines Labyrinthes das Verbliebene genügt, um an beiden Augen Raddrehungen hervorzurufen. Es muß infolgedessen jedes Labyrinth mit dem Obliquus superior und inferior beider Augen verknüpft sein. Wird der Kopf vertikal mit der Schnauze nach unten gehalten, dann erfolgt die größte Rollung der Augen durch Kontraktion beider Obliqui inferiores. Die Obliqui superiores treten dann am stärksten in Funktion, wenn der Kopf mit der Schnauze vertikal nach oben steht. Sind beide Labyrinthe in Tätigkeit, dann ist die Wirkung der genannten Muskeln etwa doppelt so ausgiebig, als wenn sie nur von einem Labyrinth aus beeinflußt werden.

Es wird nach diesen Feststellungen jeder der vier Obliqui von beiden Labyrinthen aus mit Impulsen versorgt, dagegen steht jedes einzelne Labyrinth nur mit dem Rectus superior der gleichen und dem Rectus inferior auf der anderen Seite in Verbindung. Rectus internus und externus werden bei den tonischen Labyrinthreflexen nicht wesentlich beeinflußt. Es ist das daran zu erkennen, daß die Augen bei Bewegung des Kopfes in der Horizontalebene nach links oder rechts keine vom Labyrinth ausgehende kompensatorische Veränderung ihrer Lage ausführen. Es ist beim Kaninchen der von jenem beherrschte Mechanismus nicht imstande, die Augen bei den verschiedenen Kopfstellungen in unveränderter Lage im Raume zu halten.

Hier greift ein weiterer Mechanismus ein, nämlich der tonische Halsreflex[1]). Um seine Wirkung eindeutig erkennen zu können, werden die entsprechenden Beobachtungen an labyrinthlosen Tieren gemacht. Sie zeigen, daß, wie schon S. 281 erwähnt, jeder Stellung des Kopfes zum Rumpfe eine bestimmte Stellung des Augapfels in der Orbita entspricht. Wird der Körper des Kaninchens in der Horizontalebene um die Dorsoventralachse bewegt — Rumpfwendung —, dann erkennt man, daß das Auge, nach dem zu der Rumpf bewegt wird, nach vorne (nasal) und das andere nach hinten (okzipital) abgelenkt wird, und zwar kontrahiert sich beim ersteren Auge der Rectus internus und beim letzteren der Rectus externus. Es findet also eine gegensinnige Reaktion beider Augen statt. Erfolgt die Rumpfdrehung in der Sagittalebene um die Frontalachse

[1]) Vgl. hierzu *R. Bárány:* Zbl. f. Physiol. **20**. 298 (1907). — *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **186**. 82 (1921).

(Rumpfheben und -senken), dann wird, wenn der Rücken des Tieres dem Scheitel genähert wird, der obere Korneapol beider Augen nach vorn gerollt. Wird jedoch der Bauch dem Kinne zu bewegt, dann rollen beide Augen mit dem genannten Hornhautpol nach hinten. Es finden somit bei beiden Augen gleichsinnige Bewegungen statt, und zwar mittels der Obliqui superiores und inferiores. Schließlich kann man den Rumpf um die Wirbelsäule als Achse drehen. Es wird dann jenes Auge, nach dem der Rücken gedreht wird, vertikal nach unten abgelenkt, während jenes Auge, nach dem der Bauch gewendet wird, eine Ablenkung nach oben aufweist. Wir haben hier somit wieder eine gegensinnige Bewegung der Augen. In Tätigkeit treten hierbei der Rectus superior und der Rectus inferior. Es sind die erwähnten Bewegungen übrigens keine bedeutenden. Erst bei sehr starken Drehungen des Rumpfes finden sie in größerem Ausmaße statt. *Magnus* faßt die Ergebnisse der eben erwähnten Beobachtungen, wie folgt, zusammen: Die Augen bewegen sich stets in derselben Ebene, in welcher der Rumpf bewegt wird. Die Richtung der Bewegung der Augen ist dieselbe, wie die der Rumpfbewegung.

Steht der Rumpf fest, und wird der Kopf gegen ihn bewegt, dann erfolgen bei labyrinthlosen Kaninchen die gleichen Reflexe, wie bei feststehendem Kopf und bewegtem Rumpf. Die Augenbewegungen sind dabei kompensatorische. Es wird ein Festhalten der Stellung der Augen im Raume angestrebt, jedoch nicht vollständig erreicht. Beim Drehen und Wenden des Kopfes reagieren die entsprechenden Musculi recti beider Augen stets gegensinnig, beim Heben und Senken des Kopfes die Obliqui gleichsinnig.

Eingefügt sei, daß beim Kaninchen die Reize, die durch Lageveränderungen des Kopfes zum Rumpfe und umgekehrt auf Sinnesepithel der Haut ausgeübt werden, auf der Bahn von Zervikalnerven wirksam werden, und zwar sind es jene Nervenfasern, die durch die sensiblen Wurzeln der ersten drei Nn. cervicales zum Rückenmark verlaufen.

Während bei den tonischen Labyrinthreflexen nur vier Augenmuskeln beeinflußt werden, beherrschen die tonischen Halsreflexe alle sechs. Sind die Labyrinthe in Funktion und gesellt sich die Wirkung der Halsreflexe hinzu, dann ergibt sich ein scheinbar ganz unregelmäßiger Komplex von Reflexen. In Wirklichkeit findet ein genau festgelegtes und abgestuftes Zusammenwirken aller Erregungen, die von den erwähnten Stellen — Hals und Labyrinth — ausgehen und auf die Augenmuskeln einwirken, statt. Es hat sich herausgestellt, daß das Kaninchen, das an und für sich nur sehr geringe Blickbewegungen ausführt, dem Kopfe — ausgehend von seiner Lage bei normalem Sitzen — in der Vertikalebene innerhalb ziemlich weiter Grenzen verschiedene Stellungen geben kann, ohne daß dabei die Stellung der Augen im Raume und damit auch das Gesichtsfeld eine Veränderung erfahren[1]). Auch beim Drehen und Wenden des Kopfes wird die „Ruhestellung“ des Auges in recht weiten Grenzen festgehalten. Es wird somit die genannte Stellung vom Labyrinth aus in Gemeinschaft mit von der Halshaut aus ausgelösten Reflexen gewährleistet. Die Zurückführung zur Ruhe-, vielleicht besser Grundstellung genannten Lage des Auges

[1]) *R. Bárány:* Nordisk tidskrift för Oto-Rhino-Laryngol. **2**. 458 (1917). — *A. de Kleyn:* Arch. néerl. de physiol. **7**. 138 (1922).

bedingt die schnelle Phase beim Nystagmus. Beim Drehen des Kopfes und bei dem den kalorischen Nystagmus bedingenden Vorgang wird das Auge aus der Grundstellung heraus bewegt und von ihr entfernt. Das Auge „federt“ dann wieder in sie zurück. Auch beim Eisenbahnnystagmus wird fortwährend das Auge wieder in jene zurückgeführt.

Wir erkennen aus den ganzen Darlegungen, in welch mannigfaltiger Weise die Stellungen der Augen gesichert werden. Bei uns ist es erforderlich, daß sie als motorische Einheit geführt werden, denn nur dann ist die sensorische Einheit gewährleistet. Ferner ist es notwendig, daß bei Lageveränderungen des Kopfes und auch bei solchen des ganzen Körpers die Grundstellung der beiden Augen möglichst erhalten bleibt. Wir haben erfahren, daß Mechanismen vorhanden sind, die der groben Einstellung der Augen dienen, und solche, die eingreifen, um die feine zu besorgen. Es sind vor allem Reflexvorgänge, welche die Augenstellung fortlaufend regeln, und bei uns spielen solche, die von optischen Reizen ausgelöst werden, eine besonders große Rolle. Das auf die Netzhaut fallende Licht bewirkt automatisch auf dem Wege der Reflexbahn N. opticus — kortikales Zentrum — okzipitales Blickzentrum — Blickbahn — Kerngebiet der Augenmuskelnerven — Augenmuskeln, daß die Augenstellung entsprechend einreguliert wird, damit einerseits scharfes Sehen möglich ist und andererseits Deckzellen getroffen werden.

Vorlesung 12.

Lichtsinn und Lichtempfindung.

(Fortsetzung.)

Größen- und Entfernungsschätzung. Augenmaß und seine Täuschungen. Binokulare und monokulare Tiefenwahrnehmung. Wahrnehmung von Bewegungen. Scheinbewegungen.

Bei der Betrachtung des Lichtsinnes haben wir eine ganze Reihe von Erscheinungen und Vorgängen kennen gelernt, die wir mit solchen vergleichen konnten, die einerseits in der unbelebten Natur sich vollziehen und andererseits mit solchen, die zwar in jener kein direktes Analogon besitzen, jedoch auch anderen Organsystemen eigen sind. Es sei als Beispiel für die erstere Art von Erscheinungen der Gang der Lichtstrahlen durch die diese brechenden Medien des Auges erwähnt und ferner in ihrer Auswirkung jener Mechanismen gedacht, die einerseits den Lichteinfall quantitativ zu regeln vermögen — Irisfunktion — und andererseits bewirken, daß die Brechkraft gesteigert oder herabgesetzt werden kann — Akkommodationsvorgang. Von Funktionen, die nicht für das Sehorgan spezifisch sind, sei an die zahlreichen Reflexe erinnert, die sowohl die von den Augeninnenmuskeln ausgelösten Bewegungen beherrschen als auch diejenigen der äußeren Augenmuskeln. Hierher gehört auch der Vorgang der reziproken Innervation, verknüpft mit Antagonistenbeeinflussung. Neben allen diesen mannigfaltigen Erscheinungen, die wir bei allen entsprechenden Organfunktionen von den gleichen Vorstellungen aus und mit gleichen Methoden erforschen, findet sich auf dem Gebiete der Funktionen des gesamten Sehapparates nun noch eine Fülle von Feststellungen. Es sind Empfindungen bestimmter Art, die uns über qualitativ und quantitativ verschiedene Vorgänge unterrichten. Wir verlegen ihre Ursache in die Außenwelt, und zwar in bestimmter Richtung und Entfernung von unserem eigenen Ich.

Sobald wir uns mit Erscheinungen zu befassen haben, bei denen Empfindungen und Wahrnehmungen beteiligt sind, begeben wir uns einstweilen auf ein Gebiet, auf dem die sachliche Verknüpfung der einzelnen Feststellungen ganz besondere Schwierigkeiten bereitet. Es stehen sich vielfach Meinungen fast unvermittelt gegenüber, von denen schwer zu sagen ist, welche davon allen Beobachtungen mehr gerecht wird. Trotz der großen Schwierigkeiten, mit denen wir es hier zu tun haben, ist es dennoch geglückt, für manche Feststellungen Erklärungen aufzufinden, die es uns ermöglichen, sie von ihrer Isoliertheit zu befreien und mit Beobachtungen

zu verknüpfen, die ähnliche oder gleiche Ursachen zu haben scheinen. Es ist unmöglich, an dieser Stelle all den vielen Einzelbeobachtungen und -fragestellungen nachzugehen, welche die Erforschung des Lichtsinnes und der Lichtempfindungen zu Tage gefördert hat. Wir wollen uns darauf beschränken, an einigen Beispielen zu zeigen, wie sich die Forscher mit bestimmten Feststellungen abgefunden haben.

Wir wollen zunächst an die S. 131 besprochene Leistung des Raumsinnes unseres Auges anknüpfen, nämlich an die Sehschärfe. Sie bringt das Vermögen zum Ausdruck, zwei verschiedene, unmittelbar benachbarte, leuchtende Objekte eben noch getrennt wahrzunehmen. Wir können weiterhin der Frage nach der Feinheit des optischen Raumsinnes nachgehen, indem wir z. B. die Unterschiedsempfindlichkeit für Lagen bestimmen[1]). So können wir beispielsweise zwei senkrechte, schwarze, auf weißem Untergrund befindliche Linien in ihrer Stellung zu einander verschieben und diese bei horizontaler, vertikaler oder geneigter Lage beobachten. Der Gesichtswinkel, unter dem eine Verschiebung eben wahrgenommen wird, gibt uns ein Maß für das Erkennen von Lagenunterschieden. Es ergab sich, daß die Unterschiedsempfindlichkeit für Lagen von der Makula aus nach der Peripherie der Netzhaut rasch abnimmt. Es interessiert uns weiterhin in Hinsicht auf die relative optische Lokalisation im Raume die Beurteilung der Richtung z. B. von Linien und ferner von Winkeln[2]). Wir können den Augen z. B. parallele Linien darbieten und dann feststellen, bei welcher Neigung von einer Linie die Abweichung von der Parallelität erkannt wird, oder es werden gleich hohe Ausschnitte aus Kreislinien von verschiedenem Radius betrachtet und festgestellt, wann der Eindruck einer Krümmung erfolgt. Wir können derartige Versuche nach vielen Richtungen hin ausdehnen und z. B. monokular oder binokular beobachten. Ferner können wir das Auge, bzw. die Augen in einer bestimmten Stellung, z. B. Primärstellung, festhalten oder aber den Blick an Linien entlang wandern lassen. Es lassen sich ferner die Beziehungen der Größe der Netzhautbilder zum Unterscheidungsvermögen von Richtungsänderungen feststellen. Endlich läßt sich das Erkennen der Krümmung bzw. des Krümmungsunterschiedes bei vertikaler oder horizontaler Gesamtrichtung der Linien oder bei Schräglagen verfolgen. In den beiden ersteren Fällen ist es begünstigt. Man kann ferner zu einer vorhandenen Linie eine Parallele bestimmen lassen[3]) und auch dabei von vertikaler, horizontaler und schräger Richtung ausgehen. Endlich kann man aus dem Gedächtnis, z. B. nachdem man eine Linie bestimmter Richtung betrachtet hat, worauf das Auge für kurze Zeit verdeckt und unterdessen jeder Anhaltspunkt für eine bestimmte Richtung entfernt wird, Linien

---

[1]) Vgl. hierzu u. a. *A. W. v. Volkmann:* Arch. f. Anat. u. Physiol. 395 (1865). — *E. Hering:* Berichte der sächs. Gesellsch. der Wissensch., Leipzig, mathem.-physikal. Kl. **51**. 16 (1899). — *Wülfing:* Z. f. Biol. **29**. 199 (1892). — *G. M. Stratton:* Psychol. Rev. **7**. 429 (1900). — *B. Bourdon:* La perception visuelle de l'espace. Schleicher frères, Paris 1903. — Vgl. zu diesem Probleme auch *W. Bihler:* In.-Diss. Freiburg i. B. 1896. — *R. Fischer:* Arch. f. Ophthal. **37**. 55 (1891). — *E. Gellhorn* u. *E. Wertheimer: Pflüger*s Arch. **194**. 535 (1922). — *E. Gellhorn:* Ebenda. **199**. 278 (1923). — [2]) Vgl. hierzu *Guillery: Pflüger*s Arch. **75**. 466 (1899). — *K. Bühler:* Die Gestaltswahrnehmungen. Spemann, Stuttgart 1913. — *E. Gellhorn* u. *J. Seissiger: Pflüger*s Arch. **210**. 514 (1925). — [3]) *E. Mach:* Sitzb. d. Wiener Akd. d. Wissensch., math.-naturw. Kl. **43**. (2). 215 (1861). — *Chr. v. Hofe:* Z. f. tech. Physik. **1**. 85 (1920).

bestimmter Richtung einstellen lassen[1]). Alle derartigen Versuche zeigen, daß die horizontale und die vertikale Richtung mit der größten Bestimmtheit zur Einstellung gelangen, während bei schrägen Richtungen Fehler gemacht werden. Unter den Winkeln ist beim Erkennen der rechte ganz besonders bevorzugt.

Sind die Schenkel zweier zu vergleichender Winkel parallel, dann erkennen wir mit großer Sicherheit, daß sie gleich groß sind. Wir bemerken leicht kleine Abweichungen von der Parallelität, jedoch fällt das Urteil über die Größenabweichung von Winkeln in diesem Falle unsicher aus. Es finden sich bestimmte Fehlschätzungen[2]). Sie lassen sich durch Übung verkleinern.

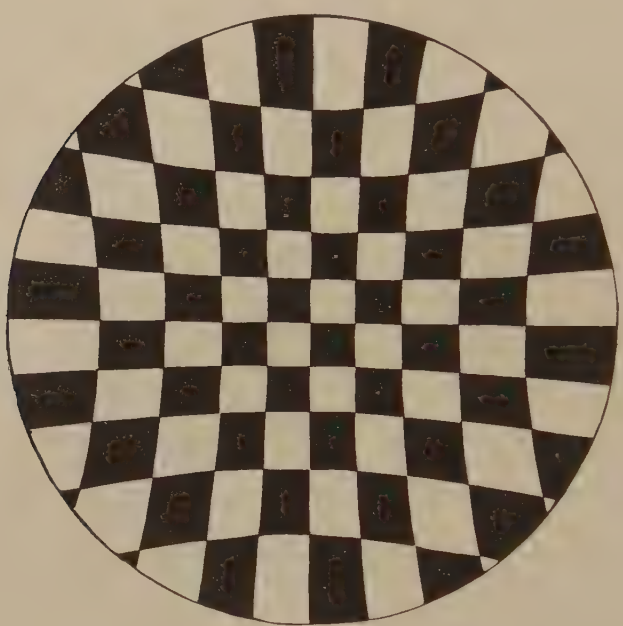
In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß eine Gerade, die durch den Fixierpunkt geht und sich in einem Netzhautmeridian abbildet, als solche wahrgenommen wird. Liegt sie jedoch seitwärts von jenem Punkt, dann erscheint sie gekrümmt, und zwar mit einer Konkavität nach dem Fixierpunkt hin. Soll eine Linie, die auf einem peripheren Teil der Netzhaut zur Abbildung kommt, als eine gerade empfunden werden, so muß sie eine entsprechende Konvexität gegen den Fixierpunkt aufweisen. Die Krümmung muß um so größer sein, je weiter die Linie vom Fixierpunkt (der primären Augenstellung) entfernt ist, d. h. je peripherer sie auf der Netzhaut zur Abbildung kommt. Wird die Abb. 138, S. 288, monokular etwa siebenmal vergrößert in einem Abstand von etwa 20 *cm* so betrachtet, daß der Mittelpunkt der Zeichnung unverwandt fixiert wird, dann erhalten wir den Eindruck eines Quadratmusters (Schachbrettes), d. h. die beim unvergrößerten Bilde konvex gegen den Mittelpunkt der Abbildung gerichteten Linien erscheinen nunmehr als gerade Linien. Dieser Befund weist darauf hin, daß uns unser Gesichtsfeld nicht als eine Ebene, sondern vielmehr als eine annähernde Kugelfläche erscheint. Sehr bedeutungsvoll ist, daß in der Abb. 138, sobald sie in der angegebenen Vergrößerung aus dem mitgeteilten Abstand heraus (er muß durch den Versuch genauer abgegrenzt werden, d. h. es wird jene Entfernung des Auges vom Bild aufgesucht, bei der das Muster in Gestalt von Quadraten erscheint) betrachtet wird, die Quadrate gleich groß erscheinen, obwohl diese in ihr selbst nach der Peripherie hin, fortlaufend größer eingezeichnet sind. Es folgt hieraus, daß eine begrenzte Fläche um so kleiner erscheint, je weiter sie vom Fixierpunkt entfernt ist. Es ist ferner die scheinbare Verkleinerung in der radiären Richtung größer als in der tangentialen. *E. Hering*[3]) hat diesem Befunde die folgende Fassung gegeben: Die scheinbare Anordnung des im ebenen Gesichtsfeld Liegenden ist derart, als ob das Objektfeld sich allerseits in radiärer Richtung zusammengezogen hätte, jedoch so, daß die Größe dieser Zusammenziehung auf dem peripheren Teil des Objektfeldes stärker zum Ausdruck kommt, als auf dem mehr zentralen[4]).

---

[1]) Vgl. *J. Jastrow:* Americ. j. of psychol. **5**. 214 (1893). — *Richter* u. *Wamser:* Z. f. Psychol. **35**. 331 (1904). — *Giesing:* Z. f. Psychol. **39**. 42 (1905). — [2]) Vgl. *E. Mach:* Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien. **43**. 215 (1861). — [3]) *E. Hering:* Bericht d. math.-physikalischen Klinik der sächsischen Gesellschaft d. Wissensch. zu Leipzig, naturw. Teil. 16 (1899). — [4]) Vgl. hierzu vor allem die Ausführungen von *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **3**. 153. *Helmholtz* vergleicht das Sehen der Gegenstände im Gesichtsfeld mit einer vom „Okzipitalpunkt" (er liegt dem primären Fixierpunkt, genannt Hauptblickpunkt, gegenüber, d. h. er nimmt das andere Ende des nach diesem

Sehr eingehend ist ferner das Vermögen studiert worden, Größenunterschiede und Größenverhältnisse abzuschätzen[1]). Man hat von einem Augenmaß gesprochen. Man kann z. B. feststellen, welcher Längenzuwachs einer Linie gerade eben wahrgenommen wird. Ferner kann man beispielsweise drei Fäden vertikal (oder in anderer Richtung) ausspannen und dann den einen Faden verschieben, während die beiden anderen ihren Abstand beibehalten. Unter gewöhnlichen Verhältnissen erfolgt der Vergleich zweier Raumgrößen mit gewegtem Blick. Befinden sich die zu vergleichenden Objekte in einer Ebene und sind sie gleich gerichtet und in ihren Ausmaßen ähnlich, dann wird abwechselnd der eine und dann der andere zu vergleichende Gegenstand auf derselben Stelle der Netzhaut abgebildet. Sobald nicht gleichgerichtete und nicht ungefähr gleich große

Abb. 138.



Raumgrößen zu vergleichen sind, dann ist der Vergleich erschwert. Vertikale Richtungen lassen sich unvollkommener vergleichen als horizontale. Man erkennt das schon daran, daß bei dem Versuch vertikale Linien zu halbieren, größere Fehler gemacht werden, als wenn horizontale entsprechend geteilt werden sollen. Wird ein Quadrat auf einer senkrecht

gerichteten Durchmessers des Blickfeldes ein und liegt hinter dem Kopf des Beobachters). aus entworfenen stereographischen Projektion. Diese ist als von jenem Punkt aus angesehen zu betrachten. — [1]) Vgl. hierzu *G. Th. Fechner*: Elemente der Psychophysik. 2. Aufl. Breitkopf & Härtel, Leipzig 1860. — *A. Volkmann*: Physiologische Untersuchungen im Gebiete der Optik. Breitkopf & Härtel, Leipzig 1863. — *Chodin*: Arch. für Ophthalm. **23**. (1). 92 (1877). — *J. v. Kries*: Festschrift f. *H. v. Helmholtz*. 175 (1891). — *J. Merkel: Wundts* philos. Studien. **9**. 53, 176 u. 400 (1893/4). — *Guillery:* Z. f. Psychol. **10**. 83 (1896).

zur Blicklinie befindlichen Ebene nach Augenmaß gezeichnet, dann fallen die vertikalen Seiten $^1/_{60}$—$^1/_{30}$—$^1/_5$ kürzer aus als die horizontalen. Bei Gelegenheit von Augenmaßstudien wurde in Hinsicht auf die S. 24 erörterte *Weber*sche Regel geprüft, ob der eben merkliche Unterschied beim Vergleich verschieden langer Strecken einen konstanten Bruchteil der Streckenlänge ausmacht. Innerhalb gewisser Grenzen wurde eine recht gute Übereinstimmung mit der genannten Regel gefunden[1, 2]).

Beim Sehen von Objekten im Raume kommt nicht nur die Sehschärfe in Betracht, vielmehr spielt dabei ein Vorgang eine große Rolle, den man als das Formensehen bezeichnet hat[3]). Wir empfinden in der Regel nicht die Erregungen der einzelnen Sehelemente als getrennte Eindrücke, vielmehr erfolgt eine Zusammenfassung der Einzelempfindungen zu einer höheren Einheit: Linie, Fläche. Es ist von größtem Interesse, daß im Anschluß an eine Verletzung des Okzipitalhirnes eine Störung beobachtet worden ist, bei der bei gut erhaltener zentraler Sehschärfe und vorhandener Wahrnehmung der gegenseitigen Lage isolierter Sehdinge und normalem Augenmaß das Vermögen, die Form der gesehenen Objekte zu erkennen, verloren gegangen war[4]). Der Patient konnte z. B. eine dreieckige Fläche nicht von einer quadratischen und einer Kreisfläche unterscheiden. Buchstaben wurden erst als solche bestimmter Art erkannt, wenn ihren Konturen mit dem Finger gefolgt wurde. Es müssen somit normalerweise die zahlreichen Einzelempfindungen, die von den erregten Stellen der Netzhaut übermittelt werden, zentral zusammengefaßt werden, und zwar durch einen besonderen Vorgang. Sehr wahrscheinlich spielen dabei Erfahrungen, d. h. Erinnerungsbilder, eine große Rolle.

Wir sind im Verlauf der Vorlesungen über den Lichtsinn und die Lichtempfindung wiederholt auf die Tatsache gestoßen, daß das, was wir empfinden, sich nicht immer mit dem objektiven Befund in der Außenwelt deckt. Wir unterliegen vielen Täuschungen. Sie sind in großer Zahl studiert worden. Es seien einige davon hier dargestellt, und zwar solche,

[1]) Vgl. u. a. *F. B. Hofmann:* Z. f. Biol. **80**. 73 (1924). — [2]) Es sind zahlreiche Ansichten über das Zustandekommen der Unterschiedsempfindlichkeit, insbesondere beim Vergleich verschieden langer Strecken, ausgesprochen worden, z. B. die Idee, daß — vorausgesetzt ist das bewegte Auge — der Grad der Kontraktion des in Frage kommenden Augenmuskels eine Beurteilung der Streckenlänge ermögliche. Es ist auch von der Möglichkeit ausgegangen worden, daß bei der Betrachtung von zwei verschieden langen Linien der gleiche Innervationsimpuls aufgewendet wird. Führt nun die ihm entsprechende Augenbewegung nicht in beiden Fällen bis zum Endpunkt der Strecke, so soll dieser Umstand die Erkennung einer Verschiedenheit in der Streckenlänge ermöglichen. Gegen alle geäußerten Ansichten sind Bedenken geltend gemacht worden. Vgl. hierzu u. a. *G. Th. Fechner:* Elemente. l. c. **1**. 234; **2**. 336; In Sachen der Psychophysik. Breitkopf & Härtel, Leipzig 1877. — *W. Wundt:* Grundzüge der physiologischen Psychologie. 6. Aufl. Engelmann, Leipzig 1908/11 (15. Aufl., A. Kröner, Leipzig 1922). — *Raehlmann* u. *Witkowski:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 454 (1877). — *G. E. Müller* u. *Fr. Schumann: Pflügers* Arch. **45**. 37 (1889). — *M. Binnefeld:* Arch. für Psychol. **37**. 129 (1918). — Vgl. auch *L. Haberlandt* (Über die Beteiligung von Kopf- und Augenbewegungen beim Anblicken einer Strecke mit bewegten Augen). Z. f. Sinnenphysiol. **44**. 231 (1910). — *M. Lentz:* Arch. f. d. ges. Psychol. **48**. 423 (1924). — Es sei ferner auf das Handbuch der physiologischen Optik von *H. v. Helmholtz:* 3. Aufl. **3**. S. 129 ff. verwiesen. Hier finden sich zahlreiche Beispiele und Eigenbeobachtungen, ferner Literaturhinweise. Weiterhin sei auf die ausgezeichnete Darstellung von *F. B. Hofmann:* Die Lehre vom Raumsinne des Auges. 1. Teil, 81 ff. J. Springer, Berlin 1920, aufmerksam gemacht. — [3]) Vgl. *Guillery: Pflügers* Arch. **75**. 466 (1899). — [4]) *K. Goldstein* u. *A. Gelb:* Z. f. Neurol. u. Psychiatrie. **41**. 1 (1918).

die bei der Betrachtung einfacher, in einer Ebene entworfener Zeichnungen auftreten[1]).

In Abb. 139 ist ein Beispiel dafür gegeben, daß eingeteilte Strecken größer erscheinen, als nicht eingeteilte. Man vergleiche den Abstand des Punktes a vom Punkt b mit der Strecke $b\,c$ und messe die Abstände dann nach.

Abb. 139.

Abb. 140.

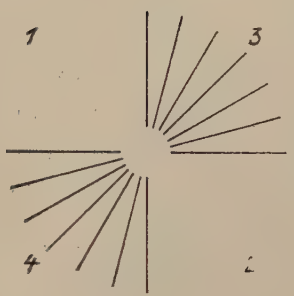


Abb. 141.

Abb. 142.

Abb. 143.

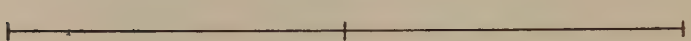


Abb. 144.

Ein mehrfach geteilter Winkel erscheint größer als ein gleich großer ungeteilter[2]). Vergleiche hierzu Abb. 140, in der vier rechte Winkel *1*, *2*, *3* und *4* dargestellt sind.

In Abb. 141 erscheint das mit horizontalen Strichen eingeteilte, gleichseitige Dreieck A viel zu hoch, und bei B haben wir den Eindruck,

[1]) Zahlreiche Beispiele, von denen einige hier wiedergegeben sind, finden sich bei *F. Schumann:* Z. f. Psychologie und Physiol. der Sinnesorgane. **23**. 1 (1900); **24**. 1 (1900); **30**. 241, 321 (1902); **36**. 161 (1904). — [2]) Vgl. hierzu *H. Aubert:* Physiologie der Netzhaut. Morgenstern, Breslau 1865. — *A. Kundt: Poggendorff*s Ann. **120**. 118 (1863). — *H. W. Knox:* Americ. j. of psychol. **6**. 413 (1894). — *E. O. Lewis:* Brit. j. of psychol. **5**. 36 (1912).

als ob der Winkel rechts an der Grundlinie größer sei als der links befindliche. Täuschungen gleicher Art spielen im praktischen Leben eine große Rolle. Es erscheint uns ein leeres Zimmer kleiner als ein möbliertes, eine mit einem Tapetenmuster bedeckte Wand größer als eine einfarbig angestrichene. Ein mit Querstrichen versehenes Kleid läßt seine Trägerin höher erscheinen usw.[1]).

Abb. 145.

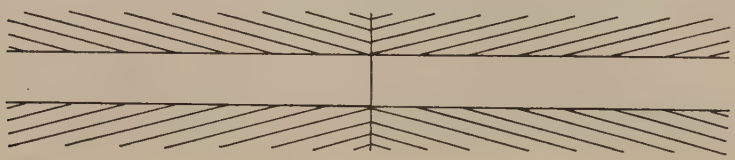


Abb. 146.

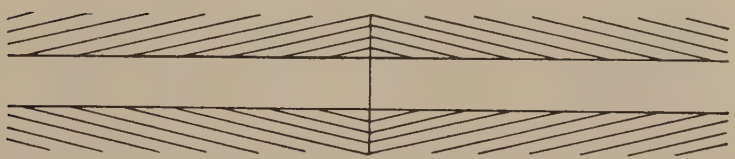
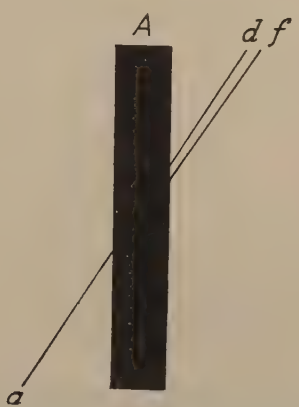


Abb. 147.

Abb. 148.



Betrachtet man in Abb. 142 die beiden Figuren, dann erhält man den Eindruck von Rechtecken, und zwar erscheint *A* höher als breit und *B* breiter als hoch. In Wirklichkeit liegen Quadrate vor. Wird eine Linie genau halbiert, dann erscheint dem rechten Auge die rechte und dem linken die linke Hälfte kleiner. Vergleiche dazu Abb. 143.

Es werden ferner spitze Winkel überschätzt und stumpfe unterschätzt. Es läßt sich das schon an einem einzigen Winkelpaar feststellen. So erscheint in Abb. 144 die gerade Linie *a b* infolge Überschätzung der

[1]) Vgl. *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. 3. 160.

Größe der Winkel in der Mitte schwach geknickt. Dieser Eindruck wird gesteigert, wenn man in der genannten Abbildung A und B gleichzeitig betrachtet. Noch viel ausgesprochener wird die ganze Erscheinung, wenn die Anzahl der spitzen Winkel gesteigert wird (vgl. Abb. 145). In Abb. 146 ist der Einfluß stumpfer Winkel auf den Eindruck, den in Wirklichkeit parallele Linien machen, dargestellt[1]). Auf den Einfluß einer Überschätzung spitzer Winkel wird auch die Empfindung, welche die Betrachtung von Abb. 147 auslöst, zurückgeführt[2]). Ein weiteres Beispiel, einer offenbar auf die

Abb. 149.

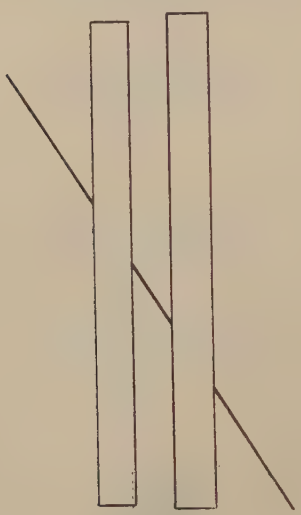


Abb. 150.

Abb. 151.

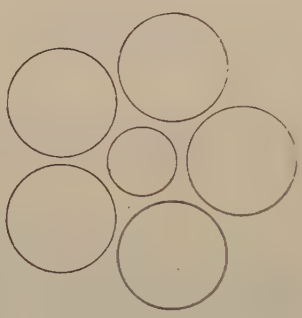


Abb. 152.

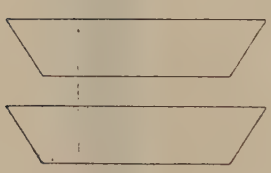
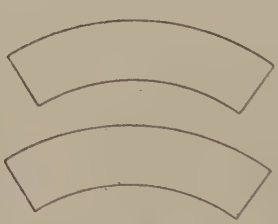


Abb. 153.



gleiche Ursache zurückzuführenden Täuschung, bietet Abb. 148 dar. Es erscheint nicht d als Fortsetzung von a, sondern f. Vergleiche auch Abb. 149[3]). Die erwähnte Täuschung in der Richtung einer Linie läßt

[1]) *E. Hering:* Beitr. zur Physiol. Heft 1. Leipzig 1861. — Vgl. auch *J. J. Oppel:* Jahresb. d. physik. Vereines Frankfurt a. M. 37 (1854/55); 47 (1856/57); 26 (1860/61). — *A. Kundt: Poggendorff*s Ann. der Physik und Chemie. **120**. 118 (1863). — *H. Aubert:* Physiologie der Netzhaut. Morgenstern, Breslau 1865. — [2]) *F. Zöllner: Poggendorff*s Annalen. **110**. 300 (1860); **114**. 587 (1861). — [3]) *Delboeuf:* Bull. de l'acad. royal de Belgique. **19**. (2). 195 (1865); **20**. (2). 70 (1865). — Vgl. auch *M. Blix:* Skand. Arch. f. Physiol. **13**. 193 (1902). — *W. Hasserodt:* Arch. f. Psychol. **28**. 336 (1913). — Vgl. auch *St. Witasek:* Z. f. Psychol. **19**. 81 (1899). — *Thiéry: Wundt*s philos. Studien. **11**. 307, 603 (1895); **12**. 67 (1896). — *Benussi:* Z. f. Psychol. **29**. 264, 385 (1902); **34**. 310 (1904); **43**. 303 (1906).

sich auch sehr schön in der Abb. 147 erkennen. Bringt man diese in eine solche Lage, daß die Längsstriche vertikal verlaufen, und neigt man bei monokularer Betrachtung der Abbildung die Fläche der Zeichnung nach vorne oder hinten, dann verschwindet der Eindruck des schrägen Verlaufes der Linien mehr und mehr. Werden die langen Striche horizontal eingestellt, und wird dann die Fläche nach vorn oder hinten geneigt, dann wird im Gegenteil die Täuschung verstärkt[1]).

Eine weitere Gruppe von Täuschungen läßt sich auf Kontrastwirkungen zurückführen. Es bewirken größere Dimensionen scheinbare Verkleinerung einer gegebenen Dimension und umgekehrt. Ein Blick auf die Abb. 150 u. 151 zeigt diese Erscheinung. In beiden Abbildungen ist der mittlere Kreis gleich groß.

Die in Abb. 152 und 153 dargestellten Figuren ergeben Täuschungen, die auf die gleiche Ursache zurückzuführen sind, wie die in

Abb. 154.

Abb. 155.

Abb. 156.

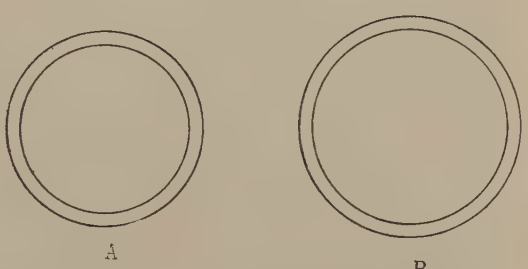


Abb. 147, S. 291, hervorgerufenen[2]). In Abb. 152 erscheint das untere Trapez größer als das obere, weil die beiden schrägen Seiten der Figur wie die schrägen Striche in Abb. 147 wirken. In Abb. 153 wird die untere Fläche für größer gehalten als die obere.

Es erfolgt ferner eine Beeinflussung einer Richtung oder Dimension im Sinne benachbarter Richtungen oder Dimensionen. Ein besonders auffälliges Beispiel dieser Art bietet Abb. 154 dar[3]). Es erscheinen die Kreise auf der linken Seite gegen die Mitte zu nach rechts verschoben, entsprechend der wirklich vorhandenen Rechtsverschiebung auf der rechten Seite. In Wirklichkeit haben alle Kreise auf der linken Seite eine gemeinsame Tangente. In Abb. 155 erscheint die Grundlinie im Sinne der oberen gekrümmt, und in Abb. 156 erscheinen der äußere Kreis in *A* und der innere in *B* nicht gleich groß.

[1]) Vgl. *E. Hering:* Beitr. zur Physiol. 76. Engelmann, Leipzig 1861/64. — [2]) Vgl. hierzu *F. C. Müller-Lyer:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 263 (1889). — [3]) *Th. Lipps:* Raumästhetik und geometrisch-optische Täuschungen. A. Barth, Leipzig 1897.

Ein besonders eingehend studiertes Beispiel einer optischen Täuschung bietet die Abb. 157 dar[1]). Es erscheint die Strecke $A\,B$ kürzer als $B\,C$. Der gleiche Eindruck entsteht auch dann, wenn die Linien, welche die Winkel einschließenden Striche mit einander verbinden, fehlen. Man vergleiche Abb. 158 u. 159. Erfolgt die Abgrenzung der beiden Linien, wie sie Abb. 160 vorgenommen ist, dann fällt die Urteilstäuschung fort[2]), oder sie wird doch gemildert.

Welch großen Einfluß Zerlegungen von in Wirklichkeit senkrechten und wagrechten Gesamtkonturen in schräge parallele Striche haben, zeigt Abb. 161. Ein sehr schönes Beispiel für eine optische Täuschung bietet ferner Abb. 162 dar. Durch die schräg gestellten, abwechselnd schwarzen und weißen Bogen erscheinen die Kreise in Form von Spiralen[3]).

Abb. 157.

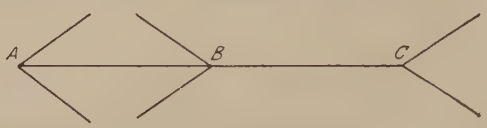


Abb. 158.

Abb. 159.

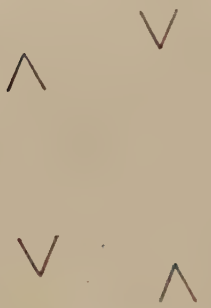
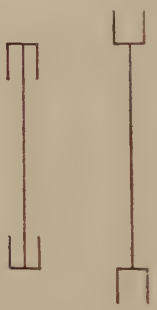


Abb. 160.



Es ist viel Mühe darauf verwandt worden, eine Erklärung für die festgestellten optischen Täuschungen zu finden[4]). Est ist einerseits an die

---

[1]) *F. C. Müller-Lyer:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 263 (1889); Z. f. Psychol. **9**. 1 (1896); **10**. 421 (1896). — [2]) Vgl. hierzu *Franz Brentano:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **3**. 349 (1892). — [3]) *J. Fraser:* Brit. j. f. physiol. **2**. 397 (1908). — [4]) Es sei u. a. verwiesen auf: *A. Volkmann:* Physiol. Unterss. Studien. im Gebiete d. Optik. Breitkopf & Härtel, Leipzig 1863. — *Thiéry: Wundts* philos. Studien. **11**. 307, 603 (1895); **12**. 67 (1896). — *W. Filehne:* Z. f. Psychol. **17**. 15 (1898). — *W. Einthoven: Pflügers* Arch. **71**. 7 (1898); Arch. neérl. des sc. phys. et natur. **3**. (2). 103 (1899). — *G. J. Schoute:* Z. f. Augenheilk. **3**. 375 (1900). — *H. Ebbinghaus:* Die geometrisch-optischen Täuschungen. Bericht über den 1. Kongreß f. experim. Psychol. A. Barth, Leipzig. 4, 1904. — *V. Benussi:* Z. f. Psychol. **29**. 264, 385 (1902). — *B. Bourdon:* La perception visuelle de l'espace. Schleicher frères, Paris 1903. — *Lehmann: Pflügers* Arch. **103**. 84 (1904). — *W. Wundt:* Grundzüge der physiol. Psychologie. 6. Aufl. **2**. 604. Engelmann, Leipzig 1909. — *Höfler:* Z. f. Psychol. **10**. 99 (1894). — *W. Holtz: Wiedemanns* Ann. d. Physik. **10**. 158 (1880). — *J. Loeb: Pflügers* Arch. **60**. 509 (1895). — *G. Heymans:* Z. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **14**. 101 (1897). — *A. v. Tschermak: Pflügers* Arch. **122**. 98 (1908). — *F. Schumann:* Z. f. Psychol. **23**. 1 (1900); **24**. 1 (1900); **30**. 241, 321 (1902); **36**. 161 (1904). — *C. H. Judd:* Psychol. review. **9**. 27 (1902); Psychol. rev. Monograph. Suppl. **7**. 55 (1905). — *E. O. Lewis:* Brit. j. of psychol. **2**. 294 (1908). — *C. R. Seashore*

unscharfe Abbildung in der Peripherie der Netzhaut gedacht worden (z. B. zur Erklärung der Erscheinung, die bei Betrachtung von Abb. 157 zu Tage tritt), vor allem auch an Irradiation (vgl. S. 173), an Kontrast-

Abb. 161.

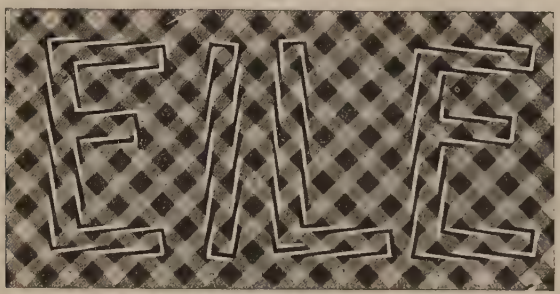
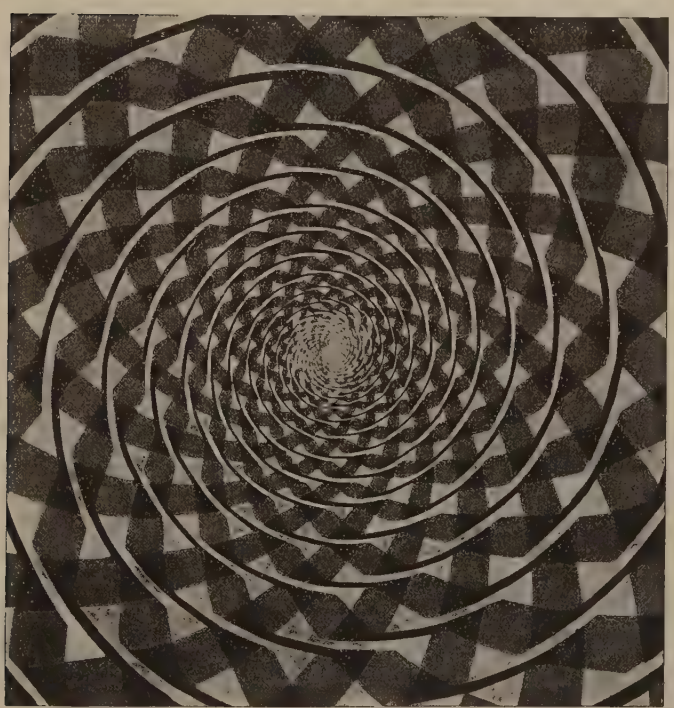


Abb. 162.



erscheinungen und endlich an zentral bedingte Vorgänge. In der Tat dürften die letzteren in den meisten, wenn nicht in allen Fällen maß-

u. *M. C. Williams:* Psychol. review. **7**. 592 (1900). — *Seashore, Carter, Farnum* u. *Lies:* Psychol. review. Monograph. Suppl. **9**. 103 (1908). — Vgl. weitere Literatur bei *F. B. Hofmann:* Die Lehre vom Raumsinn des Auges. 1. Teil. J. Springer, Berlin 1920.

gebend sein. Wir wissen, wie leicht Urteilstäuschungen z. B. durch eine Gewöhnung zustande kommen. Nähern wir uns, nachdem wir längere Zeit des Anblicks von Bergen entwöhnt sind, den Voralpen, dann erscheinen uns diese als hoch. Sie „imponieren" uns! Haben wir uns an den Anblick der Hochalpen gewöhnt, dann haben wir bei jenem von Voralpen den Eindruck, als ob sie verhältnismäßig klein wären. Der Grund, weshalb wir eine größere Anzahl von Beispielen für optische Täuschungen, die sich übrigens leicht wesentlich vermehren ließen, mitgeteilt haben, obwohl sie zur Aufklärung des Sehvorganges noch wenig beigetragen haben, ist der, daß ihre Kenntnis einerseits dazu anregt, durch weitere Forschungen und weiteres Nachdenken ihr Zustandekommen befriedigender, als es zur Zeit der Fall ist, zu erklären, und andererseits der Möglichkeit gedacht werden muß, daß sie bei manchen Erscheinungen mitbeteiligt sind, bei denen ihre Mitwirkung bisher nicht beachtet wurde. Endlich fesseln die erwähnten Täuschungen unser Interesse auch deshalb, weil auch von anderen Sinnesgebieten, z. B. vom Tastsinn, aus solche möglich sind.

Weitere Täuschungen des Augenmaßes stellen die als Mikropsie und Makropsie bezeichneten Erscheinungen dar[1]). Am bekanntesten ist die sog. Paresemikropsie. Sie läßt sich leicht durch Atropin hervorrufen. Das Zustandekommen der Erscheinung des „Zukleinsehens" ist nicht aufgeklärt. Sehr wahrscheinlich wirkt dabei der vermehrte Akkommodations- und Konvergenzimpuls mit. Mikropsie läßt sich auch dann beobachten, wenn man den Versuch unternimmt, Objekte scharf zu sehen, die näher als der Nahepunkt liegen. Besonders bei Presbyopie läßt sich auf diese Weise leicht die Erscheinung der Mikropsie hervorrufen. Ferner tritt sie auch beim Sehen durch ein Konkavglas ein. Ferner läßt sie sich dadurch hervorbringen, daß beim Sehen mit beiden Augen die Assoziation zwischen Konvergenz- und Akkommodationsvorgang gelöst wird (vgl. S 260). Setzt man z. B. vor ein oder vor beide Augen Prismen, deren brechende Kanten nasalwärts gerichtet sind, dann ist eine stärkere Konvergenz notwendig, als die Akkommodationseinstellung erfordert. Befindet sich die brechende Kante temporalwärts, dann ist im Gegenteil die Konvergenzeinstellung schwächer, als der Akkommodationseinstellung entspricht. Es tritt die Erscheinung der Makropsie auf. Sie wird auch dadurch hervorgerufen, daß man mittels Eserin oder Pilokarpin Krampf des Akkommodationsmuskels hervorruft. Es spricht vieles dafür, daß in erster Linie der für die Einstellung der Augen auf die Nähe oder Ferne erforderliche Impuls es ist, der Beziehungen zur Sehgröße und Sehferne besitzt, und nicht, wie man zunächst annahm, der Grad der Muskelkontraktion selbst. Es ist jedoch sehr wohl möglich, daß dieser letztere zwar für sich allein nicht maßgebend ist, jedoch dennoch in irgend einer Weise mitwirkt.

---

[1]) *Förster:* Ophthal. Beiträge: Enslin, Berlin 1862. — *Donders:* Arch. f. Ophthal. **17**. (2). 27 (1871). — *Einthoven:* Arch. f. Ophthal. **31**. (3). 211 (1885). — *W. Koster:* Arch. f. Ophthal. **42**. (3). 134 (1896); **45**. (1). 90 (1898). — *R. A. Reddingius:* Das sensumotorische Sehwerkzeug. Leipzig 1898. — *H. Carr* u. *J. B. Allen:* Psychol. reviews. **13**. 258 (1916). — *W. H. R. Rivers:* Mind. (N. S.) **5**. 71 (1896). — *M. Sachs:* Arch. f. Ophthal. **44**. (1). 87 (1897). — Vgl. auch *F. Hillebrand:* Z. f. Psychol. **7**. 97 (1893); **16**. 71 (1898); Denkschr. d. math.-naturw. Kl. d. Akad. d. Wiss. Wien. **72** (1903). — *F. B. Hofmann:* Ergebnisse d. Physiol. *(Asher-Spiro).* **15**. 313 (1915). — *K. Horovitz: Pflügers* Arch. **194**. 629 (1922). — *F. P. Borrello:* Ann. di ottalmol. e clin. oculist. **53**. 130 (1925).

In die Reihe der erwähnten Erscheinungen, nämlich der Mikropsie bzw. Makropsie im Gefolge nicht assoziierter Akkommodations- und Konvergenzvorgänge, gehört auch die folgende Beobachtung. Es wird ein Muster, in dem die Einzelheiten sich gleichförmig wiederholen (Drahtgitter, Tapete usw.) betrachtet. Dabei werden die Gesichtslinien entweder vor oder hinter der Ebene des Musters so gekreuzt, daß gleichartige, jedoch nicht identische Stellen desselben auf Deckstellen der beiden Netzhäute zur Abbildung kommen. Es wird das Muster einfach gesehen, es wird jedoch je nach Stellung der Gesichtslinien näher oder ferner lokalisiert und zugleich verkleinert oder vergrößert gesehen[1]).

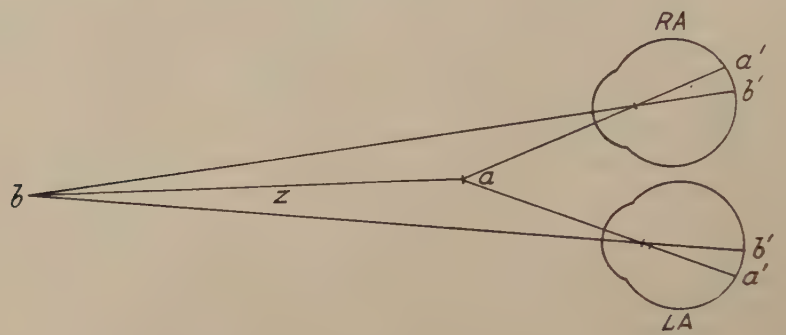
Wir haben uns nun noch der außerordentlich wichtigen Frage des Zustandekommens der Tiefenwahrnehmung zuzuwenden. Betrachten wir weit entfernte Gegenstände, z. B. eine Landschaft, dann erscheint uns alles in einer Ebene zu liegen. Wir vermögen keine Tiefenunterschiede zu erkennen. Erst von einer gewissen Entfernung vom Auge an treten solche in Erscheinung. Wir haben in der Fähigkeit unserer Augen, drei Dimensionen umfassen und damit körperlich sehen bzw. empfinden zu können, eine fundamentale Leistung des Sehapparates vor uns. Sie hat von jeher das größte Interesse geweckt und einer Fülle von Fragen gerufen. Es drängt sich uns zunächst als grundlegendes Problem die Frage auf, ob zur Tiefenwahrnehmung ein Auge genügt oder aber, ob sie an das binokulare Sehen geknüpft ist. Es besteht nun kein Zweifel darüber, daß wir bei monokularer Betrachtung körperliche Eindrücke empfangen. Es hat sich jedoch mehr und mehr gezeigt, daß offenbar ein erworbenes, auf Erfahrung gestütztes Vermögen vorliegt, während die binokulare Tiefenwahrnehmung angeboren zu sein scheint. Wir wollen mit dem letzteren Vorgange, nämlich dem binokularen Sehen, beginnen, denn er ist die Voraussetzung für das körperliche Sehen mit einem Auge. Der binokulare Sehakt ergibt die entsprechenden Erfahrungen, auf Grund derer dann auch monokular körperlich gesehen werden kann. Wir wollen an dieser Stelle zunächst außer acht lassen, daß räumliche Vorstellungen auch von anderen Sinnesorganen aus vermittelt werden und dem Sehraum ein Tast- bzw. Fühlraum zur Seite zu stellen ist.

Die binokulare Tiefenwahrnehmung ist auf die Abbildung der Objekte auf querdisparaten Stellen der Netzhäute beider Augen zurückzuführen[2]). Dieser Befund überrascht uns zunächst, haben wir doch S. 236 erfahren, daß Vorbedingung für das binokulare Einfachsehen die Abbildung der Objektpunkte auf Deckzellen der Retinae beider Augen ist, und nunmehr vernehmen wir, daß auch dann, wenn innerhalb gewisser Grenzen disparate Netzhautstellen getroffen werden, eine einfache Lichtempfindung möglich ist, jedoch gesellt sich eine neue Empfindung hinzu, nämlich diejenige der Tiefe. Ausschließlich dann, wenn es sich um querdisparate Netzhautstellen handelt, erfolgt Tiefenwahrnehmung, jedoch nicht, wenn ein Punkt in beiden Augen auf längsdisparaten

[1]) Vgl. *H. Meyer:* Arch. f. physiol. Heilkunde. **1**. 316 (1842). — *R. H. Kahn:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 56 (1907). — [2]) Es können auch Nachbilder, die eine nicht ganz genau korrespondierende Lage besitzen, zu einer stereoskopischen Tiefenwahrnehmung verschmelzen. Vgl. *Wheatstone:* Philos. transact. **2**. 392 (1838). — *W. B. Rogers:* Arch. des sc. phys. **30**. 247 (1855). — *Wundt:* Beiträge z. Theorie d. Sinneswahrnehmung. 286. Leipzig u. Heidelberg 1862.

(ungleich hohen) Stellen der Retinae zur Abbildung gelangt. Selbstverständlich führt nicht jede Abbildung auf querdisparaten Netzhautstellen zur Tiefenwahrnehmung[1])! Von großer Bedeutung ist, daß dann, wenn eine solche Abbildung zur Vorstellung eines einzigen Objektpunktes führt. dieser nicht in die Ebene des fixierten Punktes verlegt wird, sondern vor bzw. hinter diese. Daß Längsdisparation keine Tiefenlokalisation ermöglicht, ergibt sich aus folgendem einfachen Versuch. Man spannt mehrere Fäden in horizontaler Richtung aus und betrachtet sie aus etwa 1 *m* Abstand. Es ist nicht möglich, ihre relative Entfernung zu beurteilen. Sind

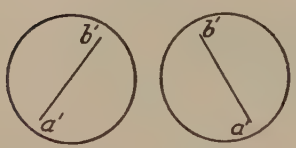
Abb. 163.



dagegen die Fäden vertikal angebracht, dann werden Verschiebungen nach vorn und hinten sehr gut erkannt. Wir kommen hierauf noch zurück.

Wir müssen uns vorstellen, daß nicht nur von bestimmten Stellen der Netzhäute beider Augen aus, die Deckstellen genannt worden sind, Empfindungen ausgelöst werden, die zu einer Einheit verschmolzen werden, vielmehr gibt es außerdem querdisparate Stellen, bei deren Erregung das gleiche der Fall ist, nur tritt noch die Empfindung der Tiefe hinzu. Durch eine Reihe von Versuchen konnte gezeigt werden, daß die Retina zugeordnete Stellen aufweist, denen Raumwerte im Sinne von Ordnungswerten zukommen[2]). Betrachten wir die S. 215 geschilderten Beziehungen der einzelnen Netzhautstellen zu solchen der Sehsphäre, dann erscheint uns der Umstand, daß einerseits von Deckstellen und andererseits von querdisparaten Orten der Netzhäute (innerhalb gewisser Grenzen ihres Abstandes!) Einfachsehen vermittelt wird, durchaus verständlich, haben wir doch erfahren, daß die in

Abb. 164.



[1]) Auch dann, wenn schon deutlich Doppelbilder bei Abbildung auf entfernteren querdisparaten Netzhautstellen in Erscheinung treten, kann es noch zu einer Tiefenwahrnehmung kommen. Vgl. hierzu *E. Hering:* Beitr. z. Physiol. **5**. 335 (1864). — *Volkmann:* Physiol. Untersuch. auf d. Gebiete der Optik. 2. Heft. 1864. — *J. v. Kries* und *F. Auerbach:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 297 (1877). — *A. Tschermak* u. *Hoefer: Pflügers* Arch. **98**. 299 (1903). — [2]) Vgl. hierzu *E. Hering:* Beitr. zur Physiol. Heft 5. Leipzig 1864; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 79, 152 (1865). — *F. Hillebrand:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **5**. 1 (1893). — *A. Tschermak* u. *F. P. Fischer: Pflügers* Arch. **204**. 203, 234, 247 (1924). — *A. Tschermak* u. *A. Linksz: Pflügers* Arch. **205**. 669 (1924).

den von beiden Augen ausgehenden Bahnen dem Zentrum zugeführten Erregungen erst zentral zur Verschmelzung kommen bzw. in Beziehung zueinander treten. Es bleibt damit die Möglichkeit gewahrt, daß innerhalb gewisser Grenzen in der inneren Körnerschicht einerseits unmittelbar benachbarte, Deckstellen entsprechende Ganglienzellen zusammenwirken, und andererseits weiter entfernt liegende Zellen in bestimmter Anordnung miteinander assoziiert sind.

Es seien als Beispiele für binokulares Einfach- und zugleich Tiefensehen bei Abbildung von Objekten auf querdisparaten Netzhautstellen die

Abb. 165.

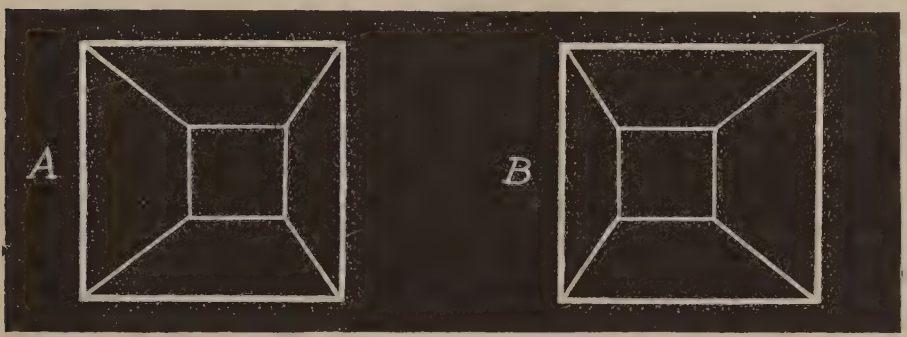
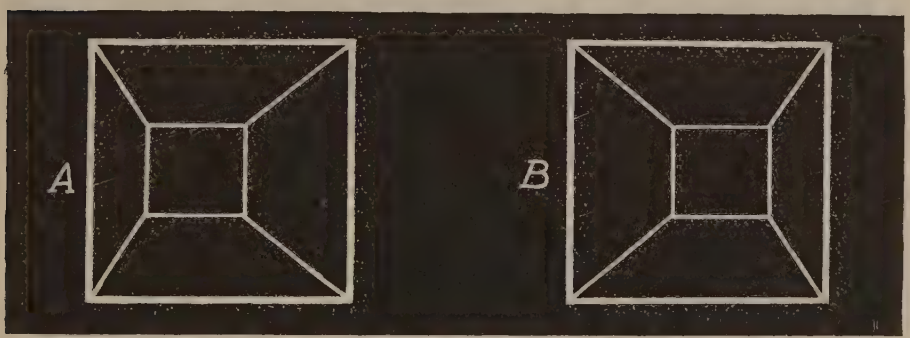


Abb. 166.

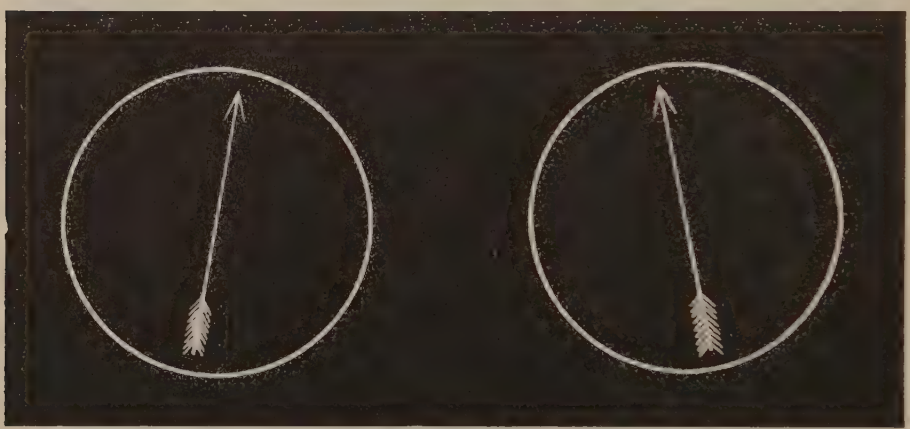


folgenden angeführt. Betrachten wir einen schief ausgespannten Faden, dessen eines Ende dem Auge näherliegt als das andere, dann erkennen wir ihn auch dann, wenn eine nur augenblickliche Beleuchtung erfolgt, als einheitlich, d. h. es entsteht kein Doppelbild. Ferner erkennen wir seine richtige Lage im Raume. In den Abb. 163 u. 164[1]) ist die Abbildung des Fadens auf den Netzhäuten wiedergegeben. Man erkennt ohne weiteres, daß an und für sich alle Voraussetzungen für die Entstehung von Doppelbildern gegeben sind.

[1]) Entnommen: *Robert Tigerstedt:* Lehrb. d. Physiol. 10. Aufl. S. Hirzel, Leipzig 1923.

Betrachten wir einen Gegenstand abwechselnd mit dem linken und dem rechten Auge, so ist, da der Standort beider Augen zum Gegenstand nicht der gleiche ist, sein Anblick ein verschiedener, und damit ist auch zum Ausdruck gebracht, daß die von ihm in beiden Augen entworfenen Bilder nicht genau gleich sein können[1]). In Abb. 165, S. 299, ist die Ansicht einer Pyramide dargestellt, die mitten vor dem Beschauer steht. Sie kehrt ihm ihre abgestumpfte Spitze *(A* und *B)* entgegen. In *A* ist die perspektivische Darstellung der Pyramide so wiedergegeben, wie sie mit dem linken Auge betrachtet wird. *B* ist die entsprechende Ansicht, wenn die Pyramide bei geschlossenem bzw. verdecktem, linkem Auge mit dem rechten angesehen wird. Kommt es nun beim binokularen Sehakt zur Abbildung der vier Ecken der Pyramidengrundfläche auf vier Deckpunktpaaren, dann fallen die vier Ecken der abgestumpften Spitzen auf querdisparate Punkte. Die

Abb. 167.



Folge ist die Tiefenwahrnehmung. Trifft die Vorstellung zu, wonach die Bildverschiedenheit in beiden Augen der Grund für die binokulare Tiefenwahrnehmung ist, dann muß der gleiche körperliche Eindruck auch dann zustande kommen, wenn an Stelle des binokular zu betrachtenden dreidimensionalen Objektes jedem Auge die entsprechende Ansicht des Objektes in Bildform, also im gewählten Beispiel dem linken Auge die Figur *A* und dem rechten die Figur *B* dargeboten wird. Der Erfolg ist in der Tat die einheitliche Empfindung einer dem Objekte, von dem die Aufnahmen gemacht sind, entsprechenden Raumwahrnehmung. Manche Personen vermögen ohne weitere Hilfsmittel derartige Bildansichten zu einer einheitlichen räumlichen Wahrnehmung zu verschmelzen. Dazu ist erforderlich, die Blicklinien entweder vor oder hinter den für jedes Auge gesondert dargebotenen beiden Objekten zu kreuzen[2]). Den meisten Personen gelingt

[1]) *Ch. Wheatstone:* Philos. transact. **2**. 384 (1838). — [2]) *W. R. Hess* [Z. f. wissenschaftliche Photographie. **14**. 33 (1914)] hat ein Verfahren angegeben, mit Hilfe dessen das einzelne Bild ohne weiteres körperlich gesehen wird.

die Verschmelzung stereoskopischer Bilder nur mittels einer besonderen Einrichtung, nämlich des Stereoskopes [1]).

Während die stereoskopische Betrachtung der Abb. 165, S. 299, eine Pyramide ergibt, deren stumpfe Spitze uns entgegensieht, ergibt die Deckung von *A* und *B* in Abb. 166, S. 299, eine Hohlpyramide. In Abb. 167 ist ein ganz einfaches Beispiel in Gestalt der beiden Augen zugehörigen Ansichten eines Pfeiles wiedergegeben. Die stereoskopische Verschmelzung beider Bilder ergibt einen von hinten nach vorn verlaufenden Pfeil (Spitze nach vorne gerichtet).

Bei der Tiefenwahrnehmung spielen Blickbewegungen eine bedeutsame Rolle. Wird mit Absicht jede solche unterlassen und ein fixiertes Hinstarren auf einen Punkt durchgeführt, dann gehen die Tiefenunterschiede mehr und mehr verloren, und es nähern sich alle beobachteten Punkte einer Fläche. Sobald man jedoch den Blick verschiedene Tiefen des Sehraumes durchmessen läßt, so ist sofort wieder der Eindruck des Körperlichen da. Es werden dabei abwechselnd immer wieder andere Anteile des fixierten Objektes in den Bereich des scharfen Sehens gebracht. Es wird der Gegenstand, bildlich gesprochen, mit den Gesichtslinien beider Augen wie mit Fühlhebeln abgetastet [2]).

Sehr eingehend ist die Schärfe der Tiefenwahrnehmung studiert worden. Schon *H. v. Helmholtz* suchte sie zu ergründen, indem er die mittlere von drei nebeneinander in einer Ebene aufgestellten Nadeln aus dieser nach vorne oder hinten verschob und feststellte, bei welchem Abstande ihre veränderte Lage erkannt wurde. Später mit verfeinerter Versuchstechnik durchgeführte Untersuchungen haben eine Schärfe der Tiefenwahrnehmung ergeben, welche die von *Helmholtz* beobachtete beträchtlich übertrifft. Betrachtet man drei Fäden in einem gegenseitigen Abstand von 3 *cm* aus einer Entfernung von 2 *m*, so wird ein Vorrücken bzw. eine Verstellung des mittleren Fadens um 1·5 *mm* erkannt. Die Feinheit der binokularen Tiefenwahrnehmung ist vom Unterscheidungsvermögen für Lagen im Einzelauge [3]) abhängig. Die Tiefensehschärfe ist von mancherlei Bedingungen aus beeinflußbar [4]). Von großer Bedeutung für sie ist die Beleuchtung und die Schärfe der Konturen [5]).

---

[1]) Vgl. hierzu die Lehrbücher der Physik. Vgl. insbesondere *Ch. Wheatstone:* l. c. übersetzt in *Poggendorff*s Ann. Ergänzungsband. **1**. 1 (1842). — *D. Brewster:* Philosoph. Mag. **3**. (4). 16 (1852); übersetzt von *M. v. Rohr:* Abhandl. zur Geschichte des Stereoskops usw. *Ostwald*s Klassiker, Nr. 168. Engelmann, Leipzig 1908. — Vgl. auch *W. Trendelenburg:* Stereoskopische Raummessung an Röntgenaufnahmen. J. Springer, Berlin 1917. — *F. B. Hofmann:* Die Lehre vom Raumsinn des Auges. 2. Teil. 520 ff. J. Springer, Berlin 1924. — [2]) Die Literatur über Tiefenwahrnehmung ist unübersehbar groß. Von neueren Arbeiten seien u. a. genannt: *G. Skubich:* Z. f. Psychol. **96**. 353 (1925). — *Walter Schriever:* Ebenda. **96**. 113 (1924). — *K. Lewin* u. *K. Sakuma:* Psycholog. Forschung. **6**. 298 (1925). — *E. Lau:* Ebenda. **6**. 121 (1924). — [3]) Vgl. *E. Brücke:* Arch. f. Physiol. 459 (1841). — *H. W. Dove: Poggendorff*s Ann. d. Physik. **110**. 494 (1860). — *E. Hering: Hermann*s Handb. der Physiol. 542 ff. (1880). — *L. v. Karpinska:* Z. f. Psychol. **57**. 1 (1910). — *W. Poppelreuter:* Z. f. Psychol. **58**. 200 (1911). — *E. R. Jaensch:* Z. f. Psychol. Erg.-Bd. **6** (1911). — *E. Emelie Andersen* u. *F. W. Weymouth:* Americ. j. of physiol. **64**. 561 (1923). — [4]) Vgl. hierzu *G. M. Stratton:* Psychol. review. **5**. 632 (1898). — *F. P. Hofmann* bei *E. Hering:* Ber. d. sächs. Gesellsch. f. Wissensch., math.-physik. Kl. Leipzip. **51**. 16 (1899). — *R. Bourdon:* Revue philos. **49**. 74 (1900). — *Pulfrich:* Z. f. Instrumentenkunde **21**. 249 (1901). — *L. Heine:* Arch. f. Ophthalm. **51**. 146 (1900). — *J. Howard:* Americ. j. of ophthalm. **2**. (3). 656 (1919). — [5]) Vgl. hierzu u. a. *F. Wächter:* Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Kl. **105**. (2 *a*). 856 (1896). —

Mit zunehmender Entfernung der Objekte vom Auge nimmt die Tiefenwahrnehmung rasch ab. Es liegt dies an dem geringen Abstand beider Augen. Er hat zur Folge, daß die Disparation unter die Grenze jener Größe fällt, die erforderlich ist, um die Empfindung der Tiefe hervorzurufen. Könnten wir die Augen z. B. an Stielen weiter auseinander führen, dann wären wir in der Lage, an weit entfernten Objekten Tiefenwahrnehmungen zu machen. Die praktische Erfahrung bestätigt diese Annahme. Schon *Helmholtz* hat ein Instrument angegeben, das den Augenabstand künstlich vergrößert (Telestereoskop genannt). An die Stelle der von ihm verwendeten Spiegel sind später Kombinationen von Prismen mit Linsen getreten (Zeiss-Feldstecher, Scherenfernrohr). Fehlt die Möglichkeit der Tiefenwahrnehmung bei weit abliegenden Objekten mittels besonderer Instrumente, dann werden zu ihrer Beurteilung gewisse Kennzeichen verwendet. Dahin gehören unter anderem die sogenannte Luftperspektive, die Schattenbildung, die perspektivische Verkürzung, und ferner, falls der Beobachter sich bewegt, die scheinbare gegenseitige Verschiebung der Teile des beobachteten körperlichen Gegenstandes. Dazu kommt noch die Erfahrung, die uns Tiefenwahrnehmung vermittelt, wo diese an und für sich nicht zustande kommt. Sie spielt ohne jeden Zweifel beim körperlichen Sehen mit einem Auge eine wesentliche Rolle, ja es spricht vieles dafür, daß monokular nur durch Vermittlung der durch binokulares Sehen gewonnenen Erfahrungen eine Tiefenwahrnehmung möglich ist. Dazu kommen noch solche, die durch den Vorgang des Tastens erworben sind. Von diesem Gesichtspunkte aus wäre anzunehmen, daß das einzelne Auge keine Einrichtungen besitzt, welche die Empfindung des Körperlichen auszulösen vermögen. Erst die Abbildung eines Gegenstandes in beiden Augen, und zwar auf querdisparaten Netzhautstellen vermittelt auf Grund der geschilderten Anschauung die Wahrnehmung seiner Ausdehnung über die Fläche hinaus nach einer weiteren Dimension.

Die entwickelte Vorstellung bedeutet eine Stütze der *Wheatstones*chen Theorie (vgl. S. 300) des Zustandekommens der Auslösung der Tiefenwahrnehmung. Sie setzt unter allen Umständen binokulares Sehen voraus. Ist dieses nun wirklich, wie wir es bei unseren bisherigen Darlegungen über die Entstehung der Tiefenwahrnehmung angenommen haben, Vorbedingung für jede Art von körperlichem Sehen? Die Erfahrung zeigt, wie wir schon S. 297 betont haben, daß wir monokular ganz gut körperliche Wahrnehmungen machen können. Es fragt sich nun nur, ob solche durch Vorgänge in der einen Netzhaut ausgelöst sind oder aber zentral auf Grund bestimmter Anhaltspunkte aus der Erfahrung heraus erschlossen werden. Man hat sich alle Mühe gegeben, um diese Frage von grundlegender Bedeutung eindeutig beantworten zu können. Nun entwickelt sich das Sehen beim Menschen ohne Zweifel insofern allmählich, als fortlaufend Erfahrungen gesammelt werden. Es bilden sich Assoziationen aus. Die Erinnerungsbilder werden „verarbeitet", d. h. es werden Beziehungen

---

Marx: Nederl. Tijdschr. v. Geneesk. **2**. 656 (1911). — *A. Fruböse* u. *P. A. Jaensch:* Z. f. Biol. **78**. 119 (1923). — Vgl. auch *Hillebrand:* Denkschr. d. Wiener Akad., math.-naturw. Kl. **72** (1902). — *J. v. Kries:* Z. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane. **33**. 366 (1903). — *P. Zimmermann:* Z. f. Psychol. **78**. 273 (1917).

zu solchen geknüpft, die von anderen Sinneswahrnehmungen herstammen. Vor allem bestehen enge Beziehungen zwischen Tastwahrnehmungen und solchen, die vom Lichtsinn übermittelt sind. Wir werden auf das Ineinandergreifen der „erfühlten" und „gesehenen" Raumvorstellungen noch zurückkommen. Es hält nun sehr schwer, da das Kind während der ersten Jahre keine genaue Auskunft über seine Lichtwahrnehmungen geben kann, eindeutig zu entscheiden, ob es eine Entwicklungsstufe im Leben des Menschen gibt, in der monokular ausschließlich „Flächenwahrnehmungen" erfolgen. Nun kommt es vor, daß Kinder mit Linsen geboren werden, die infolge von Trübungen kein klares Sehen gestatten. Ist das Auge im übrigen in allen seinen Teilen normal entwickelt, dann ist nach Entfernung der Linse Sehen möglich. Derartige Fälle haben begreiflicher Weise von jeher das größte Interesse erweckt, und man hat versucht, mit ihrer Hilfe eine ganze Reihe von wichtigen Fragen über den Sehvorgang zu klären. Die Ausbeute an brauchbaren Beobachtungen ist jedoch ziemlich gering. Bald waren die Kinder nicht intelligent genug, um verwertbare Angaben machen zu können, bald hat mancher Forscher versäumt, auf den Umstand Rücksicht zu nehmen, daß jemand, der zum erstenmal von den Augen aus Erregungen empfängt, in seiner ganzen Psyche tief beeinflußt ist. Immerhin liegen zahlreiche Beobachtungen dafür vor, daß von Blindgeborenen, nachdem sie sehend geworden sind, sehr rasch erlernt wird, bestimmte Eindrücke in bestimmter Richtung zu deuten. Mir scheinen derartige Feststellungen von ganz besonderem Werte, weil sie dartun, wie tiefgehend der Einfluß der Erinnerungsbilder bzw. der Erfahrung auf das, was wir beobachten, ist. Der Ausdruck: „wir sehen mit dem Auge" ist ohne Zweifel an und für sich insofern nicht ganz richtig, als wir zentral „sehen", wir sehen mit dem Gehirn. Die Augen vermitteln den Sehvorgang nur, d. h. sie lösen ihn aus. Damit ist zum Ausdruck gebracht, daß bei jedem Sehvorgang sich zentrale Vorgänge geltend machen können, die „objektiv" durch den Gegenstand, den wir betrachten, nicht begründet sind. Eine ganz einfache Beobachtung möge das belegen. Einer Anzahl von Naturforschern wurde mittels eines Projektionsapparates der folgende Versuch zur Darstellung gebracht. Die Spitze eines Froschherzens war mittels einer Klammer, an der sich ein Faden befand, mit einem Hebel verbunden, der bei jeder Kontraktion der Herzanteile um eine Achse bewegt wurde. Das Froschherz befand sich in senkrechter Lage. Niemand von den Beobachtern wußte, was das Projektionsbild darstellte. Das Gesehene wurde übereinstimmend als ein pulsierender, in einer Ebene befindlicher Schatten beschrieben. Einzelheiten konnten nicht erkannt werden. Nunmehr wurde das Präparat selbst gezeigt und daraufhin die Projektion wiederholt. Nun war sofort der Eindruck des Gesehenen körperlich. Es wurden Einzelheiten, wie Vorhofs- und Ventrikelkontraktion und -erschlaffung, erkannt. Es war jetzt unmöglich geworden, das körperliche Sehen auszuschalten. Das Hineinlegen von Erfahrungen und Erinnerungen in Gesehenes ist etwas ganz Allgemeines. Wir brauchen in dieser Hinsicht nur auf den Eindruck des Körperlichen beim Betrachten eines flächenhaften Bildes hinzuweisen. Wir kommen hierauf noch zurück.

In einem Punkte stimmen alle Beobachtungen an operierten Blindgeborenen überein, nämlich darin, daß die Tiefenwahrnehmung zunächst

auch mit beiden Augen mangelhaft ist[1]). Das ist zum Teil auf mangelhafte Sehschärfe, ferner auf die Unfähigkeit zu konvergieren und damit binokular einfach zu sehen, zurückzuführen. Es zeigt sich ferner, daß das Lokalisationsvermögen insofern zunächst sehr mangelhaft ist, als zwar die Gegenstände vor dem Auge gesehen werden, doch fehlt aus naheliegenden Gründen die richtige Entfernungsschätzung. Sie werden in der ersten Zeit des Sehens als dem Auge unmittelbar benachbart betrachtet. Wurde einem solchen Patienten ein Körper, z. B. eine Kugel. und daneben eine kreisförmige Scheibe, deren Durchmesser demjenigen der Kugel entsprach, gezeigt, dann wurde kein Unterschied bemerkt. Erst, nachdem der Patient die Gegenstände betastet hatte, vermochte er die Tiefe mit den Augen zu erkennen. Dabei diente der Tastsinn offenbar nur als Anleitung und nicht etwa als direkter Vermittler für die feinere Tiefenwahrnehmung durch den Lichtsinn, ist doch das durch den letzteren vermittelte körperliche Sehen in seiner Feinheit dem durch die Tastempfindung erschlossenen weit überlegen. In diesem Zusammenhange sei darauf hingewiesen, daß nach Beobachtungen an sehend gemachten Blindgeborenen im Gegensatz zur Tiefenwahrnehmung neben der relativen auch die absolute Lokalisation nach rechts, links, oben und unten ohne Sammeln von Erfahrungen sofort zu Tage tritt[2]). Auch das Formensehen ist in seinen Grundzügen vorgebildet und bedarf nur noch der Verknüpfung mit dem Begriff und der Benennung[3]).

Wie soll man nun die Beobachtung auffassen, wonach bei Blindgeborenen, sobald die Möglichkeit geschaffen wird, von einem Objekt auf beiden Netzhäuten Bilder zu erhalten, nicht sofort eine Tiefenwahrnehmung zustande kommt? Muß angenommen werden, daß das binokulare körperliche Sehen erlernt werden muß? Diese Frage ist nicht leicht zu beantworten. Zunächst muß mit dem Umstande gerechnet werden, daß der Blindgeborene gegenüber der Außenwelt eine ganz andere Einstellung hat, als der Sehende. Er hat sich die Raumvorstellung mit Hilfe des Tastvorganges erschlossen. Der ganze Vorstellungsinhalt all der in Betracht kommenden Assoziationszentren ist ein anderer als bei denjenigen Individuen, bei denen der Lichtsinn mitgewirkt hat. Es fehlen nicht nur Erinnerungsbilder, die diesem zu verdanken sind, vielmehr sind ganz andere Assoziationen geknüpft. Das Innenleben des Blindgeborenen ist ein anderes als das des Sehenden. Erfolgt nun nach jahrelanger Blindheit Eintritt des Sehvermögens, dann bedeutet das eine große Umwälzung. Vor allem müßte bei der Prüfung des Verhaltens von operierten Blindgeborenen mehr als bisher berücksichtigt werden, ob die Zusammenarbeit beider Augen eine vollkommen assoziierte ist. Ferner müßte genau darauf geachtet werden, ob beide Augen am Sehakt beteiligt sind. Endlich müßte geprüft werden, inwieweit der Adaptationsvorgang in beiden Augen eingestellt ist. Es ist leicht möglich, daß die an und für sich sehr komplizierten Mechanismen, die dem Seh-

---

[1]) Vgl. hierzu *Uhthoff*: Festschrift f. *Helmholtz*. 113. Voß, Leipzig 1891. — *E. Raehlmann:* Z. f. Psychol. **2**. 53 (1891). — [2]) Vgl. hierzu *v. Hippel:* Arch. f. Ophthalm. **21**. (2). 101 (1875). — *V. Franke: Deutschmanns* Beiträge z. Augenheilk. **2**. 473 (1894). — *W. Schlodtmann:* Arch. f. Ophthalm. **54**. 256 (1902). — *F. Seydel:* Monatsbl. f. Augenheilk. **1**. 197 (1902). — *Uhthoff:* Festschrift f. *Helmholtz*. 113. Voß, Leipzig 1891; Z. f. Psychol. **14**. 197 (1897). — [3]) Vgl. hierzu z. B. *Franz:* Philosoph. transact. **1**. 59 (1841).

vorgang zugrunde liegen, zunächst nicht vollkommen funktionieren. Vor allem dürften auch die zentralen Beziehungen der beiden kortikalen Empfindungszentren nicht sofort im vollem Umfange in Tätigkeit treten. Überall bemerken wir die Ausbildung von Atrophien, wenn Organsysteme nicht in Funktion gehalten werden. Es wäre an und für sich überraschend, wenn der sehend gewordene Blindgeborene sofort all das wahrnehmen könnte, was der Sehende vielleicht im Laufe seiner Entwicklung erworben hat. Wir meinen damit nicht die Ausbildung bestimmter Beziehungen zwischen der peripheren Netzhaut und der zentralen, vielmehr denken wir dabei an die zentralen Verknüpfungen, kurz an alles das, was als Assoziationsvorgang aufgefaßt wird und in vieler Beziehung Anklänge an Reflexvorgänge aufweist. Zwangsläufig werden einmal geknüpfte Verbindungen zu bestimmten Vorstellungen führen. Es genügt bei einem so komplizierten Vorgang, wie ihn die Tiefenwahrnehmung darstellt, nicht, daß in der Netzhaut beider Augen bestimmte Vorgänge sich an bestimmten Stellen abspielen und zentral bestimmte Empfindungen ausgelöst werden. Der Akt der Wahrnehmung bedeutet eine Verknüpfung von Prozessen bestimmter Art zu einem bestimmten Geschehnis.

In überzeugender Weise zeigt die folgende Beobachtung, welch überragende Bedeutung das binokulare Sehen für die Tiefenwahrnehmung hat, und wie rasch es sich auswirkt[1]). Ein Mann, bei dem das rechte Auge von Geburt an so schwachsichtig war, daß ein binokularer Sehakt nicht zustande kam, zeigte, nachdem dessen Sehvermögen sich gebessert hatte und ein dieses erhöhendes Glas benützt wurde, beim Hineinblicken in ein Stereoskop sofort Tiefenwahrnehmung. Besonders bedeutungsvoll ist, daß diese als etwas vorher nicht Vorhandenes erkannt wurde. Das körperliche Sehen beim Tragen des das Sehvermögen des rechten Auges hebenden Glases war so stark „betont", daß die bis dahin nicht erlebte Erscheinung beim Gehen auf der Straße eine gewisse Unsicherheit hervorrief.

Wie außerordentlich stark beim „Sehen" zentrale Vorgänge mitspielen, indem Erfahrungen verwertet werden, zeigt besonders eindringlich das körperliche Sehen mit einem Auge. Es spricht vieles dafür, daß es ein solches in Wirklichkeit gar nicht gibt, d. h. von einer Netzhaut aus kommt es wahrscheinlich primär zu keiner Tiefenwahrnehmung. Würden nicht durch andere Sinnesorgane Wahrnehmungen vermittelt, die das Körperliche betreffen, dann würde voraussichtlich der Einäugige beim Flächensehen stehen bleiben, d. h. nur zwei Dimensionen vom Auge aus umfassen können. Findet binokulares Sehen statt, dann übertragen sich dabei gemachte Feststellungen auf das monokulare Sehen. Zunächst sei hervorgehoben, daß dieses dem binokularen Sehen in Hinsicht auf die Tiefenwahrnehmung stark unterlegen ist. Ein einfacher Versuch belegt diesen Befund ohne weiteres. Man fädle bei binokularem Sehen eine Nadel ein und wiederhole dann den Versuch bei monokularem Sehen. Man kann auch versuchen, einen Stab durch einen frei hängenden Ring zu stecken, während man ein Auge verschließt. Es sind zahlreiche Versuchsanordnungen bekannt geworden, mit Hilfe derer man die starke Überlegenheit der binokularen Tiefenwahrnehmung gegenüber der monokularen genauer feststellen kann. Man kann z. B. unter Ausschaltung des Sehens seitlich

[1]) Vgl. *F. B. Hofmann:* Raumsinn. l. c. S. 454.

gelegener Gegenstände (man blickt z. B. durch eine Pappröhre) mit einem oder beiden Augen einen in einer bestimmten Entfernung senkrecht ausgespannten Faden betrachten, der eine Marke in Gestalt einer kleinen Perle trägt[1]). Nun läßt man, während diese letztere von der auf ihre Tiefenwahrnehmung zu prüfenden Person fixiert wird, vor, hinter oder seitlich von genannter Perle kleine Kugeln herunterfallen. Die Versuchsperson meldet, was sie wahrgenommen hat. Es zeigt sich, daß beim binokularen Sehen kaum unrichtige Angaben erfolgen. Beim monokularen sind solche dagegen häufig.

Welche Momente unterstützen nun das monokulare Erkennen des Körperlichen? Die Abb. 168—170 zeigen uns ein solches,

Abb. 168.

Abb. 169.

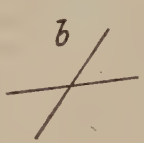


Abb. 170.

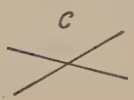
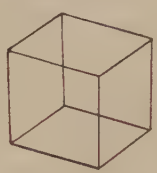
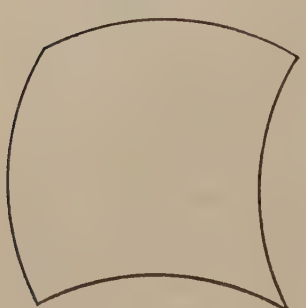


Abb. 171.



nämlich die Linearperspektive. Fixieren wir den Kreuzungspunkt der beiden Linien, dann haben wir in allen drei der dargestellten Fälle den Eindruck der Tiefe. Bekanntlich benützt der Zeichner und Maler dieses Moment gemeinsam mit einem zweiten, nämlich der Verteilung von Licht und Schatten, um Tiefenwirkungen zu erzielen. Linienüberschneidungen können uns ferner den Eindruck über die Lage von Gegenständen zu einander vermitteln und uns wahrnehmen lassen, welches Objekt vor und welches hinter dem anderen liegt. Wie sehr Abbildungen, die perspektivische Verkürzungen aufweisen, trotzdem alle ihre Anteile in einer Ebene liegen und uns bekannt ist, daß von einer Körperlichkeit keine Rede sein kann, dennoch diesen Eindruck erwecken, möge das in Abb. 171 wiedergegebene, ganz einfache Beispiel belegen. Interessant ist, daß ein und dieselbe Zeichnung einen ganz verschiedenen Eindruck erwecken kann, je nach der Einstellung des Beobachters. Ein einfaches Beispiel dieser Art ist in Abb. 172[2]) wiedergegeben. Beim ersten Anblick sieht man eine quadratische Fläche mit gekrümmten Seiten. Bald entsteht der Eindruck einer gewölbten Fläche, und endlich erscheint das ganze Bild in Gestalt eines Kinderdrachens (linke, obere Ecke als dessen Spitze und die rechte untere als Schwanz)[3]).

Abb. 172.



[1]) *E. Hering:* Die Gesetze der binokularen Tiefenwahrnehmung. Arch. f. Anat. u. Physiol. 79, 152 (1865). — [2]) Entnommen: *F. B. Hofmann:* Raumsinn. l. c. S. 133. — [3]) Vgl. auch *F. Schumann:* Z. f. Psychol. **23**. 1 (1900); **24**. 1 (1900); **30**. 241, 321 (1902); **36**. 161 (1904). — *O. Leeser:* Z. f. Psychol. **74**. 1 (1915). — *Benussi:* Zur Psychologie des Gestalterfassens. In *Meinongs* Untersuchungen zur Gegenstandstheorie und Psychologie. 303. A. Barth, Leipzig 1904.

Hat man diese verschiedenen Eindrücke geweckt, dann kann man sehr bald mit Willen rasch hinter einander die drei verschiedenen Bilder „hervorrufen". Betrachten wir in Abb. 173 die Ecke *b* als nach vorne liegend, dann erhalten wir vom ganzen Bild den Eindruck einer Treppe[1]). Stellen wir uns jedoch vor, daß die Ecke *a* nach vorne gelegen sei, dann haben wir die Vorstellung, die Treppe, statt wie zuvor von oben, nun von unten zu sehen. Das Erkennen dieser beiden verschiedenen Ansichten der Treppe erfordert zunächst einige Mühe, d. h. die zuerst genannte tritt ohne weiteres in Erscheinung, dagegen bedarf die Hervorrufung der zweiten einer gewissen Anstrengung. Bald können wir rasch hinter einander abwechselnd die beiden genannten Arten des Anblickes der Treppe zur Geltung bringen. Noch mannigfaltigere Formen lassen sich aus Abb. 174 entwickeln[2]). Mir erscheint sie ohne weiteres körperlich, sie könnte jedoch auch einen flächenhaften Eindruck erwecken. Je nach der vorhandenen Einstellung treten folgende Gestaltsformen auf: Es berühren sich zwei geöffnete Deckel von Heften mit je einer Ecke oben und unten. Sie umschließen in der Mitte einen quadratischen Raum. Man kann ferner die beiden rechten Rhomben mit dem in der Mitte der Abbildung befindlichen Quadrat als Würfel erkennen, dem links zwei Hohl-

Abb. 173.

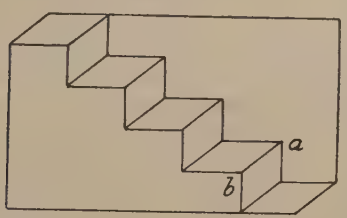


Abb. 174.

ecke aufgesetzt sind. Ebenso leicht läßt sich der Eindruck erwecken, wonach die beiden links gelegenen Rhomben mit dem genannten Quadrat einen Würfel darstellen. Es bilden dann die beiden rechts gelegenen Rhomben die aufgesetzten Hohlecke. Gehen wir mit dem Vorsatz an die Betrachtung der Abbildung, die eine oder andere Gestalt zu erblicken, dann macht sie sich auch geltend. Übrigens bietet auch der in der Abb. 171, S. 306, dargestellte Würfel die Möglichkeit zweier verschiedener Eindrücke, indem bald die rechte untere, bald die linke obere Ecke die vorspringende ist[3]). Durch Fixieren der einen oder anderen der genannten Ecken kann man abwechselnd bald den einen, bald den anderen Eindruck hervorrufen. Ein weiteres Beispiel von zwei Möglichkeiten der Gestaltsauffassung gibt Abb. 175[4]), S. 308, wieder. Sie zeigt einen Pokal oder aber zwei einander gegenüberstehende Gesichter. Wir erkennen in diesen Beispielen den großen Einfluß zentraler Vorgänge auf die Gestaltswahrnehmung.

[1]) *H. Schröder: Poggendorff*s Annalen der Physik. **87**. 306 (1852). — [2]) *E. M. v. Hornbostel:* Psychol. Forschungen. **1**. 130 (1921). — [3]) Man hat von einer Inversion gesprochen. Auch durch Vertauschung der Halbbilder beim Stereoskopieren lassen sich Umkehrungen des wirklichen Reliefs erzielen. Man spricht in diesem Falle von Pseudoskopieren. Es sind besondere Apparate — Pseudoskope — zur Durchführung solcher Versuche hergestellt worden. Vgl. hierzu *M. v. Rohr*: Die binokularen Instrumente. 2. Aufl. J. Springer, Berlin 1920. Hier findet sich weitere Literatur. — [4]) Entnommen: *R. Pauli:* Psychologisches Praktikum. 131. 3. Aufl. G. Fischer, Jena 1923.

Eine große Rolle spielt bei der Tiefenwahrnehmung, wie schon oben erwähnt, die Verteilung der Schatten und vor allem der Schlagschatten. Es möge der Hinweis auf den Einfluß der Morgen- und Abendbeleuchtung auf die Modellierung der Landschaft genügen. Hingewiesen sei noch, daß man die auf Grund der Schattenverteilung gewonnene Erfahrung über Gestaltbildung zu Täuschungen verwenden kann. Wird ein Hohlrelief in geeigneter Weise und aus einer Richtung, die dem Beobachter unbekannt ist, beleuchtet, dann verwandelt sich dieses in ein Hochrelief. Aus der Matrize wird eine Patrize[1])!

Vermögen wir bei unbewegtem Kopfe nicht zu erkennen, ob ein Gegenstand körperliche Ausdehnung hat, dann bewegen wir diesen. Die gegenseitige Verschiebung der Objekte bei seitlicher Bewegung des Kopfes ist ganz besonders geeignet auch bei monokularem Sehen Raumeindrücke zu entwickeln. Wird ein vom Auge etwas entferntes Objekt fixiert und dann der Kopf seitwärts gewandt, dann bewegen sich die hinter dem fixierten Punkt gelegenen Gegenstände im gleichen Sinne wie der Kopf, während die vor dem Fixierpunkte gelegenen die entgegengesetzte Bewegungsrichtung aufweisen. Wir können diese Erscheinung sehr schön im fahrenden Eisenbahnwagen verfolgen. Fixieren wir eine Stelle im Gelände, dann laufen die fernen Objekte mit dem Zug scheinbar mit, während die näher befindlichen nach der entgegengesetzten Richtung zu fliehen scheinen.

Abb. 175.

Eine besonders große Rolle spielt die Erfahrung bei der Abschätzung der Entfernung von Objekten. Sie führt leicht zu Täuschungen. Wir benützen zur Entfernungsschätzung im wesentlichen die folgenden Hilfsmittel. Kennen wir die Größe eines Objektes in unmittelbarer Nähe, dann schätzen wir aus dem Eindruck des Grades der Verkleinerung, wenn wir es aus mehr oder weniger großer Entfernung erblicken, auf die Entfernung. Die Beziehung zwischen Größe und Entfernung wird erst allmählich auf Grund von Erfahrungen geknüpft. Je weiter ein bestimmtes Objekt vom Auge abrückt, um so kleiner wird das Netzhautbild. Seine Größe kann an und für sich nicht maßgebend für die Einschätzung der Größe des gesehenen Gegenstandes [von *F. B. Hofmann*[2]) Sehgröße genannt] sein, denn, wenn wir z. B. bei ausgestrecktem Arm die Hand betrachten und diese dann dem Auge mehr und mehr nähern, so nehmen wir kaum einen Größenunterschied wahr[3]). Bringt man vor ein Auge etwa in seinem

[1]) Vgl. z. B. *H. Schroeder: Poggendorff*s Annalen. **87**. 306 (1852). — *J. J. Oppel: Poggendorff*s Annalen. **99**. 466 (1856). — *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **3**. 240. — [2]) *F. B. Hofmann:* Raumsinn. **2**. l. c. 489. — *Hering* nennt die Entfernung der Gegenstände von uns Sehferne. — [3]) *Carl Ludwig:* Lehrbuch der Physiol. **1**. 252. — *E. Hering:* Beiträge zur Physiologie. Engelmann, Leipzig 1861/64. — Vgl. auch *H. Witte:* Physikal. Zschr. **19**. 142 (1919); **20**. 61, 114, 126, 368, 389, 439, 470 (1919).

Nahepunkt einen Gegenstand, z. B. einen Finger und wird dieser fixiert, und betrachtet man nun abwechselnd diesen und ein entfernteres Objekt (z. B. ein Haus), dann erscheint uns der Finger bald größer, bald kleiner, je nachdem wir den weiter abliegenden Gegenstand oder den Finger betrachten. Wir erkennen aus diesem Befund, daß subjektive Momente bei der Beurteilung der Sehgröße eine bedeutsame Rolle spielen.

Durch Übung kann innerhalb gewisser Grenzen eine ziemlich genaue Entfernungsschätzung erworben werden. So merkt man sich z. B., wie groß uns Bäume, Häuser usw. in bestimmter Entfernung erscheinen. Damit vergleichen wir dann den Eindruck, den in einem unbekannten Abstand befindliche, entsprechende Objekte z. B. in der Landschaft auf uns machen. Dabei ergeben sich jedoch sehr leicht Täuschungen. So erscheinen uns bei klarer Luft Berge näher und niedriger als bei trüber. Es kommt in dieser Erscheinung die sogenannte Luftperspektive[1]) zur Geltung[2]).

Auch die Helligkeit der Objekte spielt bei der Abschätzung ihrer Entfernung eine Rolle. Vielleicht ist es jedoch nicht sie selbst, sondern die Eindringlichkeit des Eindrucks, die zu einer Beeinflussung der Entfernungsschätzung führt. Werden im Dunkelzimmer zwei verschieden helle Lichtpunkte betrachtet, dann wird in der Regel der hellere als der näherliegende bezeichnet[3]).

Eine lebhafte Aussprache hat die Annahme herbeigeführt, daß der Grad der Akkommodations- und der Konvergenzanstrengung uns über die Lage von Objekten im Raume in Beziehung zu uns unterrichte. Je sorgfältiger jedoch die zu ihrer Prüfung durchgeführten Versuche angestellt wurden, um so mehr ergab sich, daß er nicht von maßgebender Bedeutung sein kann[4]).

Wir erkennen aus allen diesen Hinweisen, die dartun, daß das körperliche Sehen einen komplizierten Vorgang darstellt, bei dem Hilfen mitwirken, die auf Grund von Erfahrungen zustande kommen, wie schwierig es ist, periphere und zentrale Geschehnisse zu sondern und etwa objektive Momente von subjektiven zu trennen. Alle erwähnten psychischen Vorgänge der Ausdeutung von gesehenen Objekten spielen auch beim binokularen Sehen eine bedeutsame Rolle. Die Verhältnisse liegen nicht etwa so, daß wir beim binokularen Sehen stets eindeutiges körperliches Sehen vor uns haben und nur beim monokularen Sehen der Hilfen bedürfen. Dagegen unterscheiden sich beide Arten des Sehens dadurch, daß beim ersteren der Eindruck der Tiefe viel sicherer, eindringlicher und plastischer in Erscheinung tritt als beim letzteren, dagegen treten beim monokularen Sehen Licht- und Schattenkontraste besser hervor[5]). Betrachten wir ein

---

[1]) Vgl. hierzu *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **3**. 242. — [2]) Einer reichen Literatur hat das Problem der scheinbaren Vergrößerung des Mondes und der Sonne am Horizont gerufen. Vgl. *H. v. Helmholtz:* Handbuch. **3**. 242 ff., Zusatz von *v. Kries:* 307. — Vgl. ferner *Filehne: Pflügers* Arch. **59**. 279 (1895). — *Zoth: Pflügers* Arch. **78**. 363 (1899); **88**. 201 (1902). — *E. Reimann:* Z. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorg. **30**. 1, 161 (1902). — *A. Müller:* Ebenda. **40**. 74 (1905). — *Hans Henning:* Z. f. Sinnesphysiol. **50**. 275 (1919). — [3]) Vgl. hierzu *B. Fröhlich:* Arch. f. Ophthal. **41**. (4). 134 (1895). — *B. Petermann:* Arch. f. d. ges. Psychol. **46**. 351 (1924). — [4]) Vgl. u. a. *W. Wundt:* Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung. Leipzig und Heidelberg 1862. — *F. Hillebrand:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **7**. 97 (1893). — *K. W. Ascher:* Z. f. Biol. **62**. 508 (1913). — *J. Bappert:* Z. f. Psychol. **90**. 167 (1922). — [5]) Vgl. *J. Streiff:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde. **70**. 1 (1923).

stereoskopisches Halbbild unter Verdeckung des anderen im Stereoskop, so hat man bei der Freigabe des letzteren zwingend den Eindruck des Körperlichen. Es tritt eine Differenzierung des Gesehenen ein. Die einzelnen Objekte rücken auseinander.

Gewiß würden unsere Kenntnisse von den zentralen Vorgängen, die das Tiefensehen vermitteln, bessere sein, wenn Fälle bekannt wären, bei denen sich nach bestimmten zentralen Störungen bestimmte Ausfallserscheinungen auf dem Gebiete der Tiefenwahrnehmung in Erscheinung zeigen würden. Leider verfügen wir nur über wenige Beobachtungen dieser Art. So ist ein Patient beobachtet worden, bei dem im wesentlichen die Tiefenwahrnehmung nur auf dem Gebiete der Deutung der Perspektive gestört war[1]). Ferner machte die Angabe der Verteilung von Licht und Schatten Schwierigkeiten. Es sind ferner Störungen auf dem Gebiete der Entfernungsschätzung beschrieben[2]). Da in der Regel zugleich die Richtungslokalisation gestört war, ist die Deutung dieser Fälle nicht ohne weiteres gegeben.

Der Lichtsinn vermittelt nun noch eine weitere Art von Eindrücken, nämlich das Erkennen von Bewegungen. Man könnte versucht sein, die Frage nach dem Zustandekommen von Bewegungswahrnehmungen dahin zu beantworten, daß ein ruhendes Objekt sich auf bestimmten Stellen der Netzhaut abbildet, während ein bewegtes sein Bild nach einander auf verschiedene Teile derselben entwirft. Jedoch zeigt die Erfahrung, daß diese einfache Erklärung nicht zutreffen kann, können wir doch durch Bewegung der Augen bewirken, daß der betrachtete Gegenstand sein Bild auf verschiedene Retinaanteile wirft, ohne daß eine Bewegungswahrnehmung die Folge zu sein braucht, und ferner können wir einem bewegten Gegenstand mit den Augen so folgen, daß immer die gleichen Foveateile in Erregung sind, und trotzdem erkennen wir die Bewegung. Zunächst ist hervorzuheben, daß das Sehen von Bewegungen auf verschiedene Arten vorgetäuscht werden kann. Man hat von wirklichen Bewegungsvorgängen und von Scheinbewegungen gesprochen. Die ersteren können nur innerhalb einer gewissen Grenze der Geschwindigkeit des bewegten Objektes wahrgenommen werden. Wir können z. B. den Stundenzeiger einer Uhr nicht sich bewegen sehen. Wir schließen auf eine Bewegung, weil wir das allmähliche Vorrücken der Zeiger an ihrer Lageveränderung gegenüber den Marken des Ziffernblattes erkennen. Man hat von einer Sehschärfe für Bewegungen gesprochen und versteht darunter den reziproken Wert der untersten Raumschwelle des Bewegungssehens. Die kleinste Objektverschiebung, die eben noch erkannt wird, liefert uns das Maß für jene. Bei Gegenwart unbewegter Gegenstände ist bei direkter Fixierung des bewegten Objektes die Sehschärfe für Bewegungssehen zwischen 10″ und 20″ gefunden worden[3]). Sind neben dem bewegten Gegenstande keine ruhenden vorhanden, dann muß die Winkelgeschwindig-

---

[1]) *Krämer:* Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. **22**. 189 (1907). — [2]) Vgl. *A. Pick:* Über Störungen der Tiefenlokalisation infolge zerebraler Erkrankungen. Beiträge z. Pathol. u. pathol. Anat. d. Zentralnervensystems. 185. Karger, Berlin 1898. — *G. Anton:* Wien. klin. Wschr. **12**. 1193 (1899). — *Hartmann:* Die Orientierung. Vogel, Leipzig 1902. — *C. T. van Valkenburg:* Deutsches Arch. f. Nervenheilk. **34**. 322 (1908); **35**. 472 (1908). — [3]) *A. Basler: Pflügers* Arch. **167**. 198 (1917); **199**. 457 (1923). — *H. Laurens:* Z. f. Sinnesphysiol. **48**. 233 (1914).

keit erheblich gesteigert werden, damit es zu einer Bewegungswahrnehmung kommt. Es spielt, wovon man sich leicht überzeugen kann, auch die Entfernung und die Beleuchtung[1]) des Gegenstandes eine Rolle. Man kann auch feststellen, wie stark man die Bewegungsgeschwindigkeit steigern darf, ohne daß die Bewegungswahrnehmung aufhört[2]). Wenn wir z. B. einem Kreisel eine hohe Umdrehungsgeschwindigkeit geben, vermögen wir schließlich bei Betrachtung seiner Fläche nicht mehr zu entscheiden, ob eine Bewegung vorhanden ist.

Nach der Netzhautperipherie zu nimmt die Sehschärfe für Bewegungen von der Fovea aus mehr und mehr ab[3]), jedoch nicht in dem Maße, wie das Auflösungsvermögen (vgl. hierzu S. 132). Von besonderer Bedeutung ist der Umstand, daß, während ein ruhender, in der Peripherie der Netzhaut zur Abbildung kommender Gegenstand unter Umständen keine Lichtempfindung vermittelt, eine solche zur Auslösung kommt, sobald er sich bewegt. Es ist das Bewegungssehen in der Netzhautperipherie gegenüber dem Formensehen begünstigt[4]). Es ist dies nicht so zu verstehen, als hätte diese eine größere Bewegungssehschärfe als das Netzhautzentrum, vielmehr trifft die erwähnte Feststellung nur für ein und dieselbe periphere Netzhautstelle zu. In der Umgebung des blinden Fleckes findet sich eine Zone, die besonders unempfindlich für Bewegungsvorgänge ist.

Man hat nun zahlreiche Versuche über die Beurteilung von Bewegungsgeschwindigkeiten durchgeführt; ferner hat man die Länge der Bewegungsbahn abschätzen lassen. In beiden Fällen hängt das Ergebnis wesentlich davon ab, ob ein ruhendes Vergleichsobjekt zur Verfügung steht oder nicht. Auch dessen Entfernung vom bewegten Objekt ist von Bedeutung. Ferner kommt es darauf an, ob das Auge in Ruhelage gehalten wird oder aber dem bewegten Gegenstande folgt[5]).

Die Wahrnehmung von Bewegungen ist von bestimmten, festgelegten Beziehungen zwischen den Verschiebungen der Netzhautbilder und den durch die optischen Reize ausgelösten Augenbewegungen abhängig. Es ergibt sich dies aus der Feststellung, daß eine Bewegungswahrnehmung, die einer wirklich stattfindenden entspricht, dann zustande kommt, wenn bei unbewegten Augen das Netzhautbild seine Stelle auf der Retina wechselt. Ferner wird eine solche ausgelöst, wenn ein in Bewegung befindlicher Gegenstand fixiert und ihm mit den Augen gefolgt wird. In diesem Fall kann das Netzhautbild an der gleichen Stelle bleiben, und trotzdem erfolgt die Wahrnehmung einer Bewegung. Es hängt dies damit zusammen, daß die Augenbewegung die Bildverschiebung auf der Netzhaut in ihrer zentralen Auswirkung vertritt. Folgen wir einem bewegten Objektpunkt mit dem Blick, dann erfolgt eine fort-

---

[1]) Vgl. u. a. *H. Aubert: Pflügers* Arch. **39**. 347 (1886); **40**. 459 (1887). — *B. Bourdon:* La perception visuelle de l'espace. Schleicher frères, Paris 1903. — *A. Volkmann:* Physiol. Untersuchungen im Gebiete der Optik. Breitkopf & Härtel, Leipzig 1863. — *A. Basler: Pflügers* Arch. **115**. 582 (1906). — [2]) Vgl. hierzu *Bourdon:* La perception, l. c. [vgl. Zitat [1])]. — *Exner:* Sitzungsber. d. Wiener Akad., math.-naturw. Kl. **72**. (3) (1875). — *A. Basler: Pflügers* Arch. **199**. 457 (1923). — [3]) *L. Ruppert:* Z. f. Sinnesphysiol. **42**. 409 (1908). — *A. Basler (H. Schlossberger): Pflügers* Archiv. **124**. 313 (1908). — [4]) *S. Exner: Pflügers* Archiv. **38**. 217 (1886). — [5]) Vgl. zu diesen Problemen z. B. *H. Aubert: Pflügers* Arch. **39**. 347 (1886); **40**. 459 (1887). — *F. Fujita:* Z. f. Sinnesphysiol. **44**. 35 (1909).

laufende Drehung der auf den Fixierpunkt gerichteten Blicklinie, und zwar bedeutet eine solche von einem bestimmten Winkel nach links die gleiche Bewegungswahrnehmung, wie wenn das Netzhautbild sich um den entsprechenden Winkel nach rechts verschoben hätte. Wird ein ruhender Gegenstand mit bewegten Augen betrachtet und erfolgt z. B. eine Verschiebung der Blicklinie nach rechts, dann wandert das Netzhautbild auf der Netzhaut um einen entsprechenden Winkel ebenfalls nach rechts. In diesem Falle vollzieht sich zentral eine Bewertung der Augenbewegung und der Wanderung des Netzhautbildes im Sinne einer Ruhelage des beobachteten Objektes. Wir erkennen in dieser Darlegung ohne weiteres das psychische Moment in der Beurteilung eines stattfindenden oder fehlenden Bewegungsvorganges. Augenmuskelinnervation, eventuell auch Innervation von Muskeln, die den Kopf bewegen, mit Einschluß der anschließenden Reflexvorgänge (vgl. S. 281) und Reizzuleitung von bestimmten Stellen der Netzhaut aus ergeben Geschehnisse in den in Frage kommenden kortikalen Zentren, die als Erfolg eine bestimmte positive oder negative Bewegung eines betrachteten Objektes zeitigen. Es ist wohl möglich, daß ein Bewegungserkennungszentrum vorhanden ist, in dem alle jene Erregungen zusammenlaufen, die der Auslösung der Bewegungswahrnehmung dienen.

Die Erfahrung zeigt in reichem Maße, daß sehr leicht Bewegungstäuschungen ausgelöst werden können. Betrachtet man z. B. von einer Brücke aus einen dahinströmenden Fluß, dann hat man bald die Empfindung, als sei dieser unbewegt, und als befände sich die erstere in Bewegung. Dahin gehört auch der Eindruck des scheinbaren Wanderns des Mondes hinter den vorüberziehenden Wolken; ferner die Empfindung, daß der fahrende Eisenbahnzug, in dem man sich befindet, still steht, während ein von diesem aus betrachteter, in Wirklichkeit ruhender in Bewegung zu sein scheint und umgekehrt. Scheinbewegungen lassen sich auch dadurch hervorrufen, daß durch irgendwelche Maßnahmen eine Bildverschiebung auf der Netzhaut hervorgerufen wird, so durch seitlichen Druck auf den Bulbus[1]), durch Vorsetzen einer Linse oder eines Prismas vor das Auge. Auch der Nystagmus (vgl. S. 274) hat Hervorrufung von Scheinbewegungen im Gefolge. Kleinere, unwillkürliche Augenbewegungen lassen gleichfalls solche in Erscheinung treten[2]). Auf sie hat man das bei längerem Fixieren von leuchtenden Punkten auftretende „Punktschwanken“ und auch das sog. Sternschwanken, das dann auftritt, wenn man längere Zeit Sterne betrachtet, zurückgeführt. Auch das Punktwandern[3]) ist in Zusammenhang mit unwillkürlichen, eine größere Ausdehnung annehmenden Bewegungen der Augen gebracht worden. Es sind jedoch die subjektiv wahrnehmbaren Bewegungen des fixierten Objektpunktes so groß, daß es an und für sich zweifelhaft ist, ob jenen unwillkürlichen, in ihrer Amplitude immerhin kleinen Augenbewegungen die ihnen zugedachte Rolle in der Deutung des Punktschwankens und auch -wandern zukommt. Von aus-

---

[1]) *H. Carr:* Psychol. review. Suppl. **7**. 3 (1906). — [2]) *A. Charpentier:* C. r. de l'acad. des sc. **102**. 1155 (1886). — *S. Exner:* Z. f. Psychol. **12**. 313 (1896). — *H. Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **27**. 33, 50 (1912). — *P. Schilder:* Arch. f. die gesamte Psychol. **25**. 36 (1912). — [3]) Vgl. *A. Charpentier:* C. r. de l'acad. des sc. **102**. 1155, 1462 (1886). — *H. Aubert: Pflügers* Arch. **39**. 347 (1886); **40**. 459 (1887). — *H. Carr:* Psychol. review. Suppl. **7**. 3 (1906).

schlaggebender Bedeutung für die Beurteilung des Wesens der Auslösung der erwähnten Scheinbewegungen ist der folgende Befund[1]). Personen mit Hemianopsie unter Aussparung der Maculagegend (vgl. S. 218) geben bei Fixierung eines leuchtenden Punktes nach Ablauf der üblichen, individuell verschiedenen Latenzzeit an, daß dieser sich bewege, und zwar finden scheinbare Bewegungen in jenen Sehraum hinein statt, von dem aus die Abbildung im blinden Netzhautteil erfolgt. Diese Feststellung schließt aus, daß unwillkürliche Augenbewegungen allein es sind, die den Eindruck des Punktschwankens erwecken. Es dürften vielmehr in der Hauptsache Einflüsse maßgebend sein, die durch Änderungen in der Lokalisation des gesehenen Objektes zum eigenen Körper bedingt sind. Im Dunkelzimmer kann festgestellt werden, daß die Richtung, in der lokalisiert wird, durch Verlegen der Aufmerksamkeit nach einer bestimmten Richtung beeinflußbar ist[2]). Scheinbewegungen sind ferner nach Hervorbringung von Nachbildern (vgl. S. 156) beobachtet worden[3]). Sie wandern mit jeder Änderung der Blickrichtung — offenbar tritt diese Bewegungstäuschung deshalb auf, weil Augenbewegung und ruhendes Netzhautbild zusammentreffen (vgl. S. 311). Die Nachbilder bleiben beim Nystagmus unbeweglich, obwohl auch hier die eben besprochene Bedingung erfüllt ist. Es geht aus dieser Beobachtung hervor, daß die unwillkürlichen Augenbewegungen nicht die gleiche Wirkung haben, wie die willkürlich ausgelösten. Interessant ist in dieser Hinsicht auch, daß fixierte Gegenstände beim Schütteln des Kopfes zu schwanken scheinen, während ein Nachbild unverrückbar feststeht![4]) Man schüttle z. B. den Kopf und betrachte Druckschrift. Ein weiteres Beispiel für Scheinbewegungen bildet die folgende Beobachtung. Betrachtet man längere Zeit einen Flußlauf, dann scheinen ruhende Objekte, auf die man hinblickt, sich im entgegengesetzten Sinne zu bewegen. Man spricht in diesem Falle von negativen Bewegungsnachbildern[5]). Wird in Abb. 176, S. 314, das Zentrum der Spirale fixiert, und beschreibt man dann mit der Figur durch entsprechende Bewegungen des Buches entweder im Sinne des Uhrzeigers oder in entgegengesetzter Richtung Kreisbahnen, dann erhält man den Eindruck einer rotierenden Bewegung der Spiralen, und zwar im Sinne der ausgeführten Rotationsbewegung. Blickt man dann, nachdem man eine Zeitlang dieser scheinbaren Bewegung gefolgt ist, auf einen ruhenden Gegenstand, dann scheint sich dieser in entgegengesetzter Richtung zu drehen[6]). Man hat das negative Bewegungsnachbild mit dem

[1]) *Th. Ziehen:* Sammlung psychologischer und philosophischer Arbeiten (herausgegeben von *Th. Ziehen*). Mann, Langensalza 1926 (im Erscheinen). — Vgl. auch *Eugen Marx* u. *Wilhelm Trendelenburg:* Z. f. Sinnesphysiologie. **45**. 87 (1911). — *E. Marx:* Ebenda. **47**. 79 (1913). — [2]) Vgl. hierzu *F. B. Hofmann* u. *A. Fruböse:* Zeitschr. f. Biol. **80**. 91 (1923). — *K. Goldstein* u. *Riese:* Klin. Wschr. **2**. 2338 (1923). — *H. Dietzel:* Z. f. Biol. **80**. 289 (1924). — [3]) *Exner:* Zentralbl. f. Physiol. **1**. 135 (1887); Z. f. Psychol. **21**. 388 (1892). — Vgl. ferner *Borschke* u. *Hescheles:* Arch. f. Psychol. **27**. 387 (1902). — *Cords* u. *v. Brücke: Pflügers* Arch. 119. 54 (1907). — [4]) Vgl. hierzu *E. Hering:* Beitr. z. Physiol. 1. Heft. 30. Leipzig 1861. — *Rudolf Dittler:* Zeitschr. f. Sinnesphysiologie. **52**. 274 (1921). — [5]) *H. v. Helmholtz:* Handbuch, l. c. **3**. 231 ff. — [6]) Vgl. hierzu u. a. *J. Plateau: Poggendorffs* Ann. **80**. 289 (1850). — *V. Dvořák:* Sitzungsber. der Wiener Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Kl. **61**. (2). 257 (1870). — *Kleiner: Pflügers* Arch. **18**. 542 (1879). — *J. J. Hoppe:* Z. f. Psychol. **7**. 29 (1894). — Vgl. die reiche Literatur über dieses Phänomen bei *F. B. Hofmann:* Raumsinn. l. c. 554. — Vgl. z. B. *A. v. Szily:* Z. f. Psychol. **38**. 81 (1905). — *A. Basler: Pflügers* Arch. **139**. 611 (1911). — *A. Wohlgemuth:* Brit. j. of psychol. Monogr.-Suppl. **1** (1911). — *W. S. Hunter:* Psychol. review. **22**. 479 (1915).

sukzessiven Farbenkontrast (vgl. S. 156) verglichen. Wird die Scheinbewegung nur mit einem Auge wahrgenommen, während das andere geschlossen ist, dann tritt auch bei Öffnen des letzteren nach Verschluß des ersteren das negative Bewegungsnachbild bei Betrachtung eines ruhenden Gegenstandes in Erscheinung.

Man kann dem Auge an Stelle eines dauernd bewegt gesehenen Objektes auch eine Reihe von ruhenden Bildern nacheinander darbieten

Abb. 176.

und dadurch eine Scheinbewegung hervorrufen, es ist nur notwendig, daß sie sich rasch genug folgen. Wählt man Bilder, die verschiedene, aufeinander folgende Bewegungszustände eines Objektes darstellen, und läßt man diese mit genügender Geschwindigkeit aufeinander folgen, dann entsteht zwingend der Eindruck einer Bewegung. Für Versuche dieser Art diente zunächst das bekannte Stroboskop[1]). Wir haben schon S. 158 auf solche

[1]) *Plateau: Poggendorff*s Ann. **32**. 647 (1833). — *Stampfer:* Ebenda. **29**. 189 (1833); **32**. 636 (1833). — Weitere ältere Literatur siehe bei *K. Marbe: Wundt*s philos. Studien. **14**. 376 (1898).

Beobachtungen hingewiesen und auch des Kinematographen gedacht. Wir knüpften an das nicht sofortige Abklingen der Erregungen in der Netzhaut an. Der zweite Reiz trifft ein, bevor die vom vorausgehenden bewirkte Erregung abgeklungen ist. Diese einfache Erklärung von Scheinbewegungen nach rasch hintereinander folgenden Darbietungen von Bildern, die Bewegungsphasen darstellen, wird jedoch nicht allen Befunden gerecht. Es konnte gezeigt werden, daß auch dann noch die Wahrnehmung einer Scheinbewegung erfolgt, wenn die einzelnen Netzhauterregungen sich in einem größeren zeitlichen Abstand folgen, als die Einzelerregung andauert. Erwähnt sei, daß auch dann der Eindruck eines Bewegungsvorganges entsteht, wenn man z. B. mit Hilfe zweier Projektionsapparate auf die gleiche Stelle abwechselnd das Bild eines runden Apfels und einer langgestreckten Birne, deren Bild schmäler, jedoch länger als das des Apfels ist, projiziert. Bei genügend rascher Bildfolge hat man zwingend den Eindruck, als würde abwechselnd der Apfel zur Birne ausgereckt und umgekehrt die letztere zum ersteren zusammenschrumpfen. Obwohl man genau weiß, worum es sich handelt, läßt sich die geschilderte Wahrnehmung nicht ausschalten. Auch dann, wenn hinter einem Spalt ein Objekt rasch genug vorbei bewegt wird, entsteht der Eindruck einer Bewegung[1, 2]).

Von ganz besonderem Interesse ist, daß bei Behinderung der Augenbewegungen, z. B. infolge von Lähmungen von Augenmuskeln, der Eindruck von Scheinbewegungen zustande kommt. Es rührt dies daher, daß der Impuls zu einer bestimmten Augenbewegung erteilt wird. Diesem entsprechend müßte nun das Netzhautbild sich um eine bestimmte Größe verschieben. Infolge des Ausfalls des betreffenden Augenmuskels unterbleibt die Bewegung des zugehörigen Bulbus ganz, oder sie ist abgeschwächt. Es wird Bewegungsimpuls und Reizzuleitung von der Retina aus entsprechend den obigen Darlegungen (vgl. S. 311) zentral verwertet. In diesem Zusammenhange sei noch erwähnt, daß sich vorhandene Augenmuskellähmungen an Hand einer unrichtigen Projektion in den Sehraum leicht feststellen lassen. Der Patient wird veranlaßt, einen Gegenstand mit jenem Auge zu fixieren, das eine Augenmuskellähmung aufweist. Wir wollen annehmen, es sei der rechte N. abducens in seiner Funktion gestört. Der Patient wird nun bei der Aufforderung, den Gegenstand mit dem Finger zu berühren, nach rechts vorbeigreifen. Es kommt dies daher, weil zur Fixierung des betreffenden Objektes, das im vorliegenden Falle auf der rechten Seite liegen muß, infolge der bestehenden Lähmung ein viel stärkerer Innervationsimpuls zur Anwendung kommt, als an und für sich erforderlich wäre, um dem Rectus externus jenen Grad der Kontraktion zu vermitteln, der notwendig ist, um den Bulbus so weit zur Seite zu wenden, daß das betreffende Objekt auf der Fovea centralis zur Abbildung kommt. Der vom Patienten aufgewandte Grad von Innervationsstärke würde unter nor-

---

[1]) Vgl. die reiche Literatur bei *F. B. Hofmann:* Raumsinn. l. c. 560 ff. Hier finden sich weitere Beispiele. — Genannt seien z. B. *P. Linke: Wundts* Psychologische Studien. **3**. 393 (1908); Zeitschr. f. Psychol. **47**. 203 (1908). — *F. Hillebrand:* Zeitschr. f. Psychol. **89**. 209 (1922); **90**. 1 (1922). — *M. Wertheimer:* Psychol. Forschungen. **3**. 106 (1923). — *W. Köhler:* Psychol. Forschungen. **3**. 397 (1923). — [2]) Vgl. über Verschmelzung von Formen u. a. *A. Basler: Pflügers* Arch. **167**. 184 (1917). — Vgl. auch *R. Stigler; Pflügers* Arch. **123**. 226 (1908).

malen Verhältnissen aufgebracht, wenn der Gegenstand seitlicher liegen würde, als das im vorliegenden Fall zutrifft. Nun ist für die Lokalisation der zentrale Vorgang maßgebend, und der besagt, daß das Objekt auf das der Bulbus eingestellt worden ist, seitlicher liegt, als es der Wirklichkeit entspricht. Daher kommt es zum Vorbeizeigen nach rechts. Die verstärkte Innervation bei Lähmungen von Augenmuskeln läßt sich sehr schön auf die folgende Weise dartun. Man verdeckt das normale Auge und fordert den Patienten auf, einen Gegenstand zu fixieren. Man bemerkt dann, daß das erstere stärker abgelenkt wird, als wenn umgekehrt das erkrankte Auge vom Sehen ausgeschaltet wird, und die Fixierung mit dem normalen Auge erfolgt. Die Erklärung dieses Befundes liegt auf der Hand. Fixiert das kranke Auge, dann wird ein größerer Innervationsimpuls aufgewandt, als eigentlich erforderlich ist. Nun unterliegt der zugehörige Muskel des anderen Auges, wie wir S. 146 ff. erfahren haben, genau dem gleichen Innervationsgrad, daher erfolgt die starke Ablenkung.

Wir stoßen beim Sehvorgang überall auf die überragende Bedeutung zentralen Geschehens. Wir können es leider einstweilen nicht erfassen und in seine Anteile zerlegen. Wir können uns nur an Hand von zum größten Teil subjektiven Beobachtungen ausdenken, wie die Verhältnisse liegen könnten, ohne jedoch in der Lage zu sein, die einzelnen Vorstellungen eindeutig zu beweisen. Immerhin sind, seitdem die psychologische Forschung sich des naturwissenschaftlichen Denkens und eben solcher Methoden bedient, schon wertvolle Aufschlüsse gezeitigt worden. Viel ist vor allem von gründlich analysierten Beobachtungen an Fällen zu erwarten, bei denen im Gebiete der zentralen Anteile des Sehapparates Störungen vorhanden sind.

Von größtem Interesse sind Versuche der folgenden Art[1]). Es wurde durch Vorsetzen einer geeigneten Linsenkombination bzw. von Spiegeln den Gegenständen im Raume für das Auge eine Stellung zuerteilt, wie sie uns nicht gewohnt ist. So wurde z. B. bewirkt, daß von ihnen auf der Netzhaut an Stelle des umgekehrten ein aufrechtes Bild entworfen wurde. *Stratton,* der derartige Versuche ausführte, trug acht Tage lang eine Brille, welche die erwähnte Wirkung hatte. Er sah am ersten Tage alle Gegenstände verkehrt. Sie muteten ihn fremdartig an. In der sich ihnen anschließenden, nicht sichtbaren Umgebung stellte er sich die Objekte aufrecht, d. h. in der gewohnten Lage vor. Maßgebend für seine ganzen Empfindungen und Wahrnehmungen waren die gewohnten Erfahrungen und zentralen Einstellungen. Infolgedessen ergaben sich Unstimmigkeiten zwischen der neuen Lokalisation der Sehdinge im Raume und der motorischen Innervation zur Ausführung bestimmter Bewegungen. Wollte *Stratton* einen im Sehfeld rechts erscheinenden Körper anfassen — in Wirklichkeit befand er sich links —, so wurde die Hand nach rechts bewegt. Sie erschien infolgedessen im Gesichtsfeld links. Allmählich wurde unter fortwährender Kontrolle mittels des Lichtsinnes die motorische Innervation mit der neuen Lokalisation der Sehdinge in Einklang gebracht. Nun erfolgte eine weitere „Umstimmung". Die Gegenstände wurden im Sehraum aufrecht gesehen und zugleich die Lage des eigenen Körpers als die umgekehrte empfunden. Es kam zur Vertauschung von oben und unten

[1]) *G. M. Stratton:* Psychol. review. 3. 611 (1896); 4. 341, 463 (1897); Mind. N. S. 8. 492 (1899).

und von rechts und links. Es entspann sich ein Wettstreit zwischen der alten und neuen Auffassung der Lage des eigenen Ichs und der Sehdinge im Raume. Die mit dem Lichtsinn und dem Tastsinn erschlossene Raumvorstellung kämpften um die Vorherrschaft. Die Übereinstimmung der durch beide vermittelten Wahrnehmungen wurde im Laufe der Zeit immer größer. Das nicht sichtbare Sehfeld wurde nicht mehr in Widerspruch zu dem sichtbaren gestellt. Als dann die Brille nicht mehr zur Verwendung kam, vollzog sich nach einem vorübergehenden Stadium der Verwirrung im Sehen und einer Unsicherheit in den Bewegungen der Übergang zum gewohnten Zusammenklang von Seh- und Tastraum sehr rasch. Übrigens kann man an sich selbst mit Hilfe eines Spiegels leicht feststellen, wie schwer es zunächst fällt, z. B. bestimmte Stellen seines Gesichtes mit dem Finger zu berühren, wenn man diese Bewegung unter Leitung des Spiegelbildes ausführt. Nach einiger Übung ist man imstande, entsprechende Bewegungen rasch vorzunehmen [1]).

Bringt man vor jedes Auge ein Prisma von 16—18°, und zwar mit der brechenden Kante nach links, dann werden alle Gegenstände des Sehbereiches nach links verlagert [2]). Fixiert man nun ein Objekt in Reichweite und versucht es mit dem verdeckten Finger zu berühren, dann fährt man links an ihm vorbei. Bringt man jedoch die Hand in das Gesichtsfeld und wiederholt den erwähnten Versuch unter Leitung der Augen, dann gelingt es, das Objekt zu betasten. Auch hier macht sich die Übung bald bemerkbar. In die Reihe von Beobachtungen, die eine Umstellung in dem Zusammenklingen von durch den Licht- und Tastsinn bewirkten Empfindungen und Wahrnehmungen bedeuten, gehört auch der Befund, daß der ungeübte Mikroskopiker zunächst den Objektträger, wenn er das beobachtete Bild in bestimmter Richtung verschieben möchte, in der verkehrten, ihm gewohnten Richtung bewegt [3]). Bald lernt er, ihn entsprechend zu verschieben, und schließlich erfolgt die Bewegung des Objektträgers ohne jede Aufwendung einer besonderen Aufmerksamkeit in der erforderlichen Richtung.

Wir erkennen aus diesen Beobachtungen, daß die Raumvorstellung mit allen dazu gehörigen Besonderheiten, wie Lage der Objekte in ihm, Richtung ihrer Bewegung usw. nicht mit einem bestimmten Sinne verknüpft ist, vielmehr haben wir ein Zusammenwirken mehrerer Sinnesorgane und damit mehrerer kortikaler Sinneszentren. Eine überragende Bedeutung kommt bei uns in der erwähnten Richtung dem Lichtsinn zu. Ihm ist bei uns die Führung zuerteilt. Es kommt beim Neugeborenen unter Leitung des Lichtsinnes zur Einübung bestimmter Bewegungen. Durch das ganze Leben hindurch sind Bewegungsvorgänge auf das engste mit dem Gesichtssinn verknüpft, sei es nun, daß solche sich direkt unter seiner Leitung vollziehen [wie z. B. beim Schreiben, beim Zeigen nach einer bestimmten Richtung [4]), beim Gehen nach einem Gegenstand usw.], sei es, daß wir z. B. in der Dunkel-

---

[1]) Vgl. hierzu auch *V. Henri:* Über die Raumwahrnehmungen des Tastsinnes. Reuther und Reichard, Berlin 1898. — [2]) *J. Czermak:* Sitzungsber. d. Wiener Akad. **17**. 566 (1863). — *L. Ruben:* Arch. f. Augenheilkunde. **85**. 43 (1919). — [3]) *E. Goblot:* La vision droite. Rev. philosoph. **44**. 476 (1897). — *F. B. Hofmann:* Ergebnisse der Physiol. *(Asher-Spiro).* **15**. 238 (1915). — [4]) Vgl. u. a. *O. Roelofs:* Arch. f. Ophthalm. **113**. 239 (1924).

heit uns das Aussehen eines uns bekannten Zimmers mit seiner ganzen Einrichtung vorstellen oder mittels Tasteindrücken bestimmte optische Vorstellungen wecken. Stehen wir, dann wird das eingenommene Gleichgewicht in mannigfacher Weise gesichert. Einmal erfolgen Einstellungsbewegungen, verursacht von Sinneszellen der Haut und der tiefer gelegenen Gewebe der unteren Extremität, die bei Änderungen in der Stellung der in Frage kommenden Gelenke, der Spannung der Muskulatur, der Haut usw. gereizt werden und Erregungen zentralwärts senden, durch die dann auf dem Wege der zugehörigen motorischen Bahnen entsprechende Impulse zu den in Frage kommenden Muskeln entsandt werden. Ferner wirkt, wie wir bald erfahren werden, der Vestibularapparat mit. Vor allem aber unterrichtet uns der Lichtsinn in besonders feiner Weise über Lageveränderungen des Kopfes bzw. des Körpers. Durch ihn wird die feinere Einstellung des Körpers bewirkt[1]).

Die Orientierung im Raume, d. h. die Feststellung des Standortes unseres Körpers in Beziehung zu den sichtbaren Objekten im Raume, erfolgt auch in erster Linie mittels des Lichtsinnes. Aber auch hier handelt es sich im allgemeinen um das Zusammenwirken von Empfindungen und Wahrnehmungen, die von mehreren Sinnesorganen aus zur Auslösung kommen. Wir werden ein volles Verständnis für die Bedeutung dieses Zusammenspiels erst dann erhalten, wenn wir die in Frage kommenden Sinnesapparate kennen gelernt haben. Wir wollen uns deshalb an dieser Stelle mit dem Hinweis auf die große Bedeutung der zentralen Verknüpfung von Wahrnehmungen und Erinnerungen verschiedener Sinneszentren und die Auswertung der sich vollziehenden zentralen Geschehnisse für unsere gesamte Einstellung gegenüber der Außenwelt und den in ihr sich vollziehenden Vorgängen begnügen[2, 3]).

Werfen wir nun noch einen Blick auf das, was wir vom Lichtsinn und der Lichtempfindung und den sich anschließenden optischen Wahrnehmungen und Vorstellungen erfahren haben. Wir stießen fortwährend auf Erscheinungen, für die wir Vorgänge verantwortlich machen mußten, die im Gehirn und in diesem an bestimmten Stellen sich abspielen. Wir können das Sehen als solches nicht mit Vorgängen in der Netzhaut allein erklären. Wir nehmen das in ihr entstehende Bild nicht wahr. Es hat erst in dem Augenblicke für den Sehakt seine volle Bedeutung, wenn die ihm entsprechenden Erregungen zentralwärts geführt sind. Wir stießen schon bei der Betrachtung des Auges als dioptrischem Apparat auf Unzulänglichkeiten. Wir erkannten, daß man zwar zum Zwecke der Konstruktion von zu Objektpunkten gehörenden Bildern in der Netzhaut diese letzteren sich als Punkte vorstellt, daß jedoch in der Regel Zerstreuungskreise in Frage kommen. Dessen ungeachtet ist das Auflösungsvermögen (die Sehschärfe) der Augen ein gutes. Wir lernten die Bedeutung des Simultankontrastes für die Abgrenzung der Netzhautbilder kennen und erkannten, daß ein zentraler Vorgang vorliegt. Vor unseren Augen entfalteten sich zahlreiche „Selbststeuerungsvorgänge"! Es sei an die Bedeutung des Lichteinfalles

[1]) Vgl. hierzu *F. Arndts:* Z. f. Biol. **82**. 131 (1924). — [2]) *K. Goldstein* [Monatsschrift f. Psychiatrie u. Neurol. **54**. 141 (1923)] beschreibt den Fall eines Seelenblinden, bei dem zugleich die Fähigkeit isolierter willkürlicher Bewegungen stark gestört war. — [3]) Vgl. über den Einfluß der Stellung des Kopfes bzw. Körpers auf die Einstellung der Vertikalen: *F. B. Hofmann* u. *A. Fruböse:* Z. f. Biol. **80**. 91 (1923).

für die Pupillenreaktion erinnert, ferner an die Einstellung der Fovea centralis, wenn periphere Netzhautstellen von Lichtreizen getroffen werden, endlich an die zahlreichen übrigen Verknüpfungen der Blickzentren mit sensorischen Zentren und die von diesen aus ausgelösten Blickbewegungen. Überall stießen wir auf die grundlegende Bedeutung der Reflexe. In besonders eindringlicher Weise lernten wir ihr Eingreifen in die Augeneinstellungen bei jenen Tierarten kennen, bei denen die Augen seitlich und nicht frontal, wie bei uns, stehen. Aber auch bei uns spielen ohne jeden Zweifel bei der Regelung der Augenbewegungen vom Statolithenapparat ausgelöste Reflexe eine Rolle und ebenso dürften vom Tastsinn und der Tiefensensibilität des Halses aus eingeleitete Reflexvorgänge nicht ohne Bedeutung für die Augenstellung sein. Diese letztere ist auf das engste mit der Kopf- und Körperstellung verknüpft.

Je mehr wir uns mit jener Art des Sehens beschäftigten, die in der Regel zur Anwendung kommt, nämlich der binokularen, erschloß sich uns die sensorische und motorische Einheit beider Augen. Wir lernten die Bedeutung der Deckstellen für das binokulare Einfachsehen kennen, erkannten jedoch zugleich, daß durch den Fusionsvorgang auch dann Einfachsehen ermöglicht wird, wenn das Netzhautbild in beiden Augen nicht genau auf Deckstellen fällt. Schließlich erfuhren wir, daß dann, wenn in bestimmter Lage befindliche, querdisparate Netzhautstellen gereizt werden, die Tiefenwahrnehmung zur Auslösung kommt. Wir haben bei dieser Gelegenheit die so wichtige Frage gestreift, ob den einzelnen Netzhautstellen beider Augen bestimmte Werte angeboren zukommen, d. h. ob z. B. die Orientierung der Sehdinge im Raume nach oben und unten, rechts und links und nach der Tiefe zu etwas Gegebenes darstellt, oder aber etwas Erworbenes bedeutet. Wir konnten diese Frage nicht ganz eindeutig beantworten, weil wir der Möglichkeit entbehren, ein Individuum zu prüfen, bei dem alle Sinne, die der Entwicklung der Raumwahrnehmung dienen, außer Funktion sind, und bei dem dann in einem Lebensabschnitt, in dem über subjektive Beobachtung Bericht erstattet werden kann, der Lichtsinn zur Tätigkeit kommt. Der Blindgeborene hat sich einen Tastraum verschafft, wobei zugleich auch der statische Sinn in mancher Hinsicht eine Rolle spielt. Es ist nun nicht leicht zu entscheiden, inwieweit Angaben, die der Blindgeborene und nachträglich sehend Gewordene macht, von anderen Sinnesorganen aus beeinflußt sind. Immerhin spricht vieles dafür, daß im Sehapparat zum vorneherein Einrichtungen gegeben sind, die der Richtungslokalisation und der Tiefenwahrnehmung dienen.

Wir haben uns seiner Zeit der Ansicht derjenigen Forscher angeschlossen, die annehmen, daß zwischen dem nach der Peripherie verlagerten Gehirnanteil — der Retina — und dem im Corpus geniculatum externum vorhandenen Zentrum und endlich dem in der Area striata liegenden streng festgelegte Beziehungen vorhanden sind. Wir sprachen, um diese möglichst klar herauszuheben, von einer peripheren und zentralen Retina, ja wir könnten auch von peripheren und zentralen Deckstellen sprechen und diese als funktionelle Einheit betrachten. Wir dürfen darüber nicht vergessen, daß in der Area striata der Sehvorgang nicht sein Ende findet. Vielmehr handelt es zunächst nur um die Beziehungen zwischen Reizvorgängen in der peripheren Retina und der Übertragung der durch sie ausgelösten Erregungen auf entsprechende zentrale Sehstellen. Vom primären

Zentrum (Corpus geniculatum externum) aus wird ohne jeden Zweifel bereits eine ganze Reihe von Sehvorgängen beeinflußt. Im Rindenzentrum erfolgt die Auslösung der Lichtempfindung. Bis dahin sind die Geschehnisse, wenn man so sagen darf, relativ einfache und übersichtliche. Jetzt setzen die zahlreichen Beziehungen der kortikalen Sehzentren beider Großhirnhemisphären zu einander und zu anderen Zentren ein. Es sei in dieser Hinsicht an den Wettstreit der Sehfelder erinnert, der sicherlich bei manchen binokularen Sehvorgängen eine bedeutsamere Rolle spielt, als allgemein angenommen wird. Besonders bedeutungsvoll sind die Beziehungen der kortikalen Lichtempfindungszentren zu den kortikalen optischen Erinnerungszentren. In der Ausdeutung des Gesehenen wirken unausgesetzt Erinnerungen mit. Wir legen in das, was wir erblicken vielfach mehr hinein, als was objektiv gegeben ist. Noch verwickelter werden die Geschehnisse innerhalb des Sehapparates dadurch, daß die innigsten Beziehungen zu anderen Empfindungs- und Erinnerungszentren vorhanden sind. Wir haben ihrer wiederholt gedacht. Sie sind es, die zu den höchsten Leistungen des Sehapparates führen, nämlich zur Raumvorstellung. Mit ihr ist weiterhin die über das Formensehen hinausgehende Gestaltsauffassung und ferner die Erfassung von Bewegungsvorgängen verknüpft. Denken wir ferner an das Augenmaß, auf die Abschätzung der Entfernung, an die Tiefenlokalisation usw., so erkennen wir ohne weiteres umfassende Beziehungen zwischen Erfahrungsinhalt entsprechender Erinnerungszentren und unserer Einstellung z. B. in der Beurteilung eines Objektes in seiner Lage zu uns. Welch mannigfaltige „Komplexe“ von Erfahrungen und Vorstellungen kombiniert mit Vorgängen, die dem Gebiete der Reflexe angehören, fortwährend ihren Einfluß geltend machen, ergibt ein Blick auf irgend ein alltägliches Geschehen, wie z. B. das Gehen durch eine verkehrsreiche Straße. Es gilt dabei fortwährend bestimmte Beurteilungen vorzunehmen und dementsprechend motorische Handlungen durchzuführen. Wir weichen Hindernissen aus, beurteilen den Abstand eines Wagens von einer bestimmten Stelle der zu überquerenden Straße usw. Fortgesetzt vollziehen sich periphere Vorgänge, die von den Augen aus geleitet werden. Unsere ganze Aufmerksamkeit ist angespannt. Fortwährend laufen Erregungen nach den einzelnen Zentren. Ein Teil davon kommt uns zum Bewußtsein, ein Teil wirkt sich in unbewußten Handlungen aus. Im ersteren Fall werden über das kortikale Sehzentrum Beziehungen zu mannigfaltigen anderen Sinneszentren geknüpft. Wir sprechen von Assoziationen und auch von Assoziationsbahnen und -zentren und meinen damit kein eigentliches Zentrum, das für sich besteht, vielmehr müssen wir uns darunter im Laufe der Zeit entstandene und angebahnte Beziehungen der verschiedenartigsten Bewußtseinsinhalte zu einander vorstellen. Ungezählte Bahnen laufen nach allen möglichen Richtungen und vermitteln Wechselbeziehungen. Würden wir ein solches Assoziationszentrum zu isolieren versuchen, dann würden wir erkennen, daß in individuell ganz verschiedenem Ausmaße von irgend einem Erinnerungszentrum aus, das sich gleichfalls nicht scharf umgrenzen läßt, ungezählte Bahnen nach allen möglichen anderen Zentren hin verlaufen, d. h. es gibt nicht eine bestimmte, eng begrenzte Stelle im Zentralnervensystem, die ein bestimmtes Gebiet von Assoziationen zusammenfaßt. Die Beziehungen zu den einzelnen Bewußtseinsinhalten, wobei neuer Inhalt erzeugt wird, können neu geknüpft und auch wieder gelöst werden. Es handelt sich

nicht um ein für allemal festgelegte Wechselbeziehungen, die zwangsläufig zu bestimmten Vorstellungen und eventuell zu entsprechenden Reaktionen führen müssen, vielmehr sind Umstellungen möglich. So wird verständlich, daß erlernt werden kann, mit der gewohnten Beziehung von Seh- und Tastraum zu brechen und eine neue zu knüpfen (vgl. hierzu S. 316). Wie relativ dürftig die Beziehungen des optischen Wahrnehmungs- und Erinnerungszentrum zu anderem Bewußtseinsinhalt sein können, und wie machtvoll sich solche andererseits geltend machen, zeigt ein Blick auf das Verhalten verschiedener Menschen beim Anblick der Natur oder auch eines Gemäldes usw. Demjenigen, der Pflanzen, Insekten usw. in der Natur beobachtet, löst sich eine Wiese in einzelne Pflanzenarten auf, der Strauch wird belebt. Es werden Käfer, Zikaden usw. erkannt. Eine unerschöpfliche Fülle von lustbetonten Anregungen hebt den mit der Natur Vertrauten beim Wandern in ihr über den grauen Alltag hinaus. Neben ihm pilgert ein Individuum ganz anderer Einstellungen. Ihm erscheint die Wiese als Einheit grün und der Strauch unbewohnt. Selbst dann, wenn es auf das Vorhandensein von Insekten auf einem solchen aufmerksam gemacht wird, hat es Mühe sie gegen die Umgebung abzugrenzen. Stumpf wandelt das eine Individuum durch eine Gegend, während in einem anderen ungezählte Erinnerungen mitschwingen, die ihm höchsten Genuß bringen. Es tauchen nicht nur Erinnerungsbilder, die wir dem Lichtsinn verdanken, auf, vielmehr erinnert uns unter Umständen eine bestimmte Pflanze an einen bestimmten Geruch, Geschmack usw. Beim Erblicken einer Grille taucht die Erinnerung an das Geräusch auf, das sie zu erzielen imstande ist usw. Übermächtig melden sich überall die optischen Erinnerungsbilder. Wir verknüpfen mit ihnen ertastete Wahrnehmungen, Gehörtes usw. Tasten wir uns in einem dunkeln Raume zurecht, und stoßen wir dabei auf einen Gegenstand, dann macht sich sofort eine bestimmte optische Vorstellung geltend. Wir benützen den optischen Sinn mit Vorliebe, um unserem Gedächtnis Stützpunkte zu geben. Die hohe Bedeutung des Anschauungsunterrichtes ist ja bekannt genug.

Periphere und zentrale Vorgänge sind beim Sehvorgang auf das engste miteinander verknüpft. Dazu kommt noch, daß nicht nur Beziehungen in der einen Richtung geknüpft sind, nämlich von der Peripherie nach dem Zentrum, vielmehr finden sich auch zentrifugale Bahnen, die Erregungen vom primären und kortikalen Sehzentrum nach der Peripherie übertragen. Sehr wahrscheinlich erfolgt auf diesem Wege die Adaptation der Netzhaut, die sich bei uns vor allem in deren Peripherie auswirkt. Die Bildung der Sehsubstanzen unterliegt ohne Zweifel einer bestimmten Regelung. Aber nicht nur von den Zentren aus erfolgen tiefgehende Einflüsse auf den Zustand der einzelnen Netzhautelemente, vielmehr beeinflussen erregte Netzhautstellen benachbarte, nicht direkt von Lichtstrahlen getroffene, und zwar sind dafür allem Anschein nach in der Retina selbst befindliche Ganglienzellen verantwortlich. Stellt schon die Netzhaut kein Gebilde dar, das als Reizempfangsapparat von gegebenem Zustand betrachtet werden darf, ist sie vielmehr durchaus verschieden einstellbar, so ist das in noch höherem Ausmaße von den zentraleren Anteilen des ganzen Sehapparates anzunehmen. Es trifft ein bestimmter nach Qualität und Quantität scharf umgrenzter Lichtreiz nicht ohne weiteres auf Sehzellen mit gegebener Reaktionsweise. Daher kommt, daß der Erfolg des gleichen

Reizes, je nach der Einstellung des ganzen Sehapparates ein verschiedener sein kann. Objektiver Reizvorgang und zentraler Erfolg decken sich nicht immer.

Wir sind mit voller Absicht etwas eingehender auf Erscheinungen eingegangen, die das Gebiet, das von der physiologischen Forschung umgrenzt ist, zum Teil überschreiten. So haben wir vielfach solcher gedacht, die vorläufig „nur" einer psychologischen Erklärung zugänglich sind. Selbstverständlich gibt es keine für sich bestehende Sinnesphysiologie und -psychologie. Beide Gebiete gehören zusammen und müssen in ihren ganzen Forschungsweisen und in der gedanklichen Durchdringung der Ergebnisse wenigstens in den Grundlagen in Einklang stehen. Wir konnten zumeist nicht in die Tiefe der Probleme eindringen, weil nur ein weiteres Ausholen zu einem vollen Verständnis der einzelnen Ansichten führen könnte. Unser Ziel war, anzuregen, den Faden der Erkenntnis etwas abzurollen und zu bewirken, daß das erschlossene Interesse, ihn aufzunehmen und ihm an Hand der so reichen Literatur zu folgen, nötigt. Die Werke von *H. v. Helmholtz* [1]), ergänzt durch *Gullstrand*, *Nagel* und *v. Kries*, das Lebenswerk von *Hering* [2]) und *Hess* [3]), die umfassenden Darstellungen von *A. Tschermak* [4]), ferner von *J. v. Kries* [5]) und *Zoth* [6]), die an kritischer Verarbeitung weiter Gebiete so wertvolle Darstellung von *F. B. Hofmann* [7]) bieten der Möglichkeiten genug, um zu jedem Probleme den Weg zu finden.

---

[1]) *H. v. Helmholtz:* Handbuch der physiol. Optik. 3. Aufl. 3 Bände (herausgegeben von *A. Gullstrand, J. v. Kries* u. *W. Nagel*). Leopold Voß, 1909—1910. — [2]) *E. Hering:* Beiträge zur Physiologie. W. Engelmann, 1861—64. — *Hermanns* Handbuch der Physiologie. 1880; Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. 2. Aufl. Engelmann. Leipzig 1911. — [3]) *C. v. Hess:* Ergebnisse der Physiologie *(Asher-Spiro)*. **20**. 1 (1922). — [4]) *A. Tschermak:* Ergebnisse der Physiologie *(Asher-Spiro)*. **1**. (2). 695 (1902); **2**. (2). 726 (1903); **4**. 517 (1905). — [5]) *J. v. Kries:* Handbuch der Physiologie des Menschen. **3**. 109. Fr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1905. — [6]) *O. Zoth:* Ebenda. 283. — [7]) *F. B. Hofmann:* Die Lehre vom Raumsinn des Auges. J. Springer, Berlin 1920/25.

Vorlesung 13.

Schallsinn und Schallempfindung.

Der Bau des zur Aufnahme akustischer Reize eingerichteten Sinnesorganes mit seinen Hilfsapparaten.

Wir haben bei der Besprechung des Lichtsinnes und der Lichtempfindungen hervorgehoben, daß das Vorhandensein eines Sinnesorganes, für das ein bestimmter Anteil des gesamten Bereiches der elektromagnetischen Wellen den adäquaten Reiz bedeutet, und der Umstand, daß von jenem aus eine bestimmte Art von Empfindungen ausgelöst wird, bewirkt hat, daß jenen Wellen eine besondere Stellung eingeräumt worden ist. Die Entwicklung eines besonderen Forschungs- und Lehrgebietes, nämlich desjenigen der Optik, fußt allein auf der Vermittlung von Lichtempfindungen. Wir stoßen nun bei der Betrachtung des Schallsinnes und der Schallempfindungen zum zweiten Mal auf Einrichtungen, die unser Bewußtsein in Beziehung zu ganz bestimmten physikalischen Vorgängen der Außenwelt (ev. auch der Innenwelt) bringt, und die dazu geführt haben, ein weiteres Gebiet der naturwissenschaftlichen Forschung zu umgrenzen. Es ist dies das Gebiet der Akustik. Es ist auch hier eine Wellenbewegung, die zu einer Energieübertragung führt, und zwar haben wir es bei den Schallwellen mit fortschreitenden Longitudinalwellen zu tun[1]). Bei ihnen liegen die Schwingungsbahnen der einzelnen Teilchen bzw. Luftschichten in der Richtung der Fortpflanzung der Welle. Die Wellenlänge ist durch den Abstand zweier aufeinander folgender Verdichtungen oder Verdünnungen gegeben. Trifft eine solche, durch Schwingungen eines elastischen Körpers ausgelöste Wellenbewegung auf einen anderen ebensolchen — wählen wir als Beispiel eine Membran, wie sie z. B. das Trommelfell darstellt —, dann wird diese aus ihrer Ruhelage gebracht. Eine auf sie treffende Luftverdichtung drängt sie nach der entgegengesetzten Richtung, eine auf jene folgende Luftverdünnung bewirkt in gewissem Sinne ein Ansaugen der Membran. Folgen sich nun Verdichtungen und Verdünnungen in regelmäßigem Wechsel, dann wird die Membran Schwingungen von der gleichen Frequenz und der gleichen Art ausführen, wie sie der Schallquelle eigen sind. Es setzen jedoch die Bewegungen der Membran um jene Zeit später als diejenigen der Schallquelle ein, als

[1]) Vgl. über die physikalische Akustik die Lehrbücher der Physik. Insbesondere sei auf die klaren Ausführungen von *Otto Fischer:* Medizinische Physik. S. Hirzel, Leipzig 1913 und von *Erich Waetzmann:* Die Resonanztheorie des Hörens. Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1912, hingewiesen.

von der Schallwelle benötigt wird, um von ihr bis zu jener zu gelangen. Sobald wir die Schallquelle mit einer bestimmten Geschwindigkeit der Membran nähern (bzw. ganz allgemein den Abstand zwischen beiden verringern), dann besteht keine genaue Übereinstimmung der Schwingungszahlen der beiden schwingenden Objekte mehr, weil bei der Annäherung jede folgende Verdichtung einen etwas kleineren Weg zwischen Schallquelle und Membran zurückzulegen hat, als die vorhergehende. Sie langt deshalb etwas früher an der Membran an. Das hat zur Folge, daß im erwähnten Fall die Schwingungszahl der Membran größer als die der Schallquelle ist. Die umgekehrte Erscheinung tritt dann ein, wenn Schallquelle und Membran während von jener Wellen ausgehen, von einander entfernt werden. Im ersteren Fall nimmt der Beobachter einen höheren und im letzteren einen tieferen Ton wahr als bei unverändertem Abstand von Schallquelle und Membran. So erscheint uns der Pfiff einer Lokomotive, wenn der Zug sich naht, zu hoch und, wenn er sich entfernt, zu tief (*Dopplers* Prinzip), verglichen mit seiner Tonhöhe bei stehender Maschine.

Wir erkennen aus diesen Darlegungen, daß die Übereinstimmung der Schwingungszahlen von Schallquelle und Membran nur unter bestimmten Bedingungen vorhanden ist. Wir werden bei der Besprechung der Funktion des Trommelfelles ein weiteres Moment kennen lernen, das die Übertragung von Schwingungen in bestimmter Richtung beeinflussen kann, nämlich die Möglichkeit einer Veränderung der Schwingungsamplituden.

Die Schallwellen interessieren uns von zwei Gesichtspunkten aus. Einmal bringen wir selbst solche hervor. Wir nehmen sie ferner wahr. Stimme und Sprache beruhen auf der Hervorbringung von solchen. In unserem Kehlkopf befinden sich elastische Membrane — die Stimmbänder —, die in bestimmter Weise in Schwingungen versetzt werden und dabei abwechselnd Luftverdichtungen und -verdünnungen hervorrufen. Die dadurch erzeugten Wellen breiten sich im Luftraum fort und treffen unter anderem auch auf das Trommelfell.

Wir wollen uns nach diesen kurzen Vorbemerkungen jenem Sinnesorgan zuwenden, das uns die Schallempfindung vermittelt. Es ist dies das Gehörorgan. Es zeigt einen sehr komplizierten Bau. Wie wir beim Sehorgan Hilfsapparate unterscheiden konnten, die der Lichtenergie bestimmte Wege weisen, so haben wir auch beim Schallsinnapparat Anteile zu unterscheiden, die der Aufnahme und der Weiterleitung jener Energie dienen, die der Hervorbringung von Schallwellen zu Grunde liegt und in ihnen ihren Ausdruck findet. Man hat von einem Schalleitungsapparat gesprochen. Ferner ist Sinnesepithel vorhanden, für das jene Energieform den adäquaten Reiz darstellt. An es schließt sich eine Leitungsbahn in Gestalt von Nervenfasern an, die in Verbindung mit Ganglienzellen einer bestimmten Großhirnrindengegend steht. Es ist dies das Schallempfindungszentrum. Die Zuleitung einer Erregung bedingt in ihm Veränderungen bestimmter Art, als deren Ausdruck wir die Auslösung einer bestimmten Empfindung zu betrachten haben. Wir erkennen ohne weiteres, daß in den Grundzügen ganz ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie wir sie beim Sehapparat kennen gelernt haben. Vorgängen bestimmter Art in der Peripherie — im Sinnesepithel — entsprechen solche in den Elementen des Empfindungszentrums. Ebenso wenig, wie wir beim Lichtsinn eine einfache Beziehung zwischen jener Energie-

form, welche die Erregung vom Sinnesepithel aus zur Auslösung bringt, und jenen Vorgängen, die der Lichtempfindung zugrunde liegen, auffinden konnten, spiegelt sich beim Schallsinn der physikalische Vorgang, der zur Schallempfindung führt, in dieser wieder. Es sei schon an dieser Stelle erwähnt, daß auch durch inadäquate Reize — z. B. mechanische oder elektrische Reizung des Hörnerven — Schallempfindungen ausgelöst werden können. Maßgebend für ihr Zustandekommen ist die Übermittlung bestimmter Erregungen an das Schallempfindungszentrum. Inadäquate Reize kommen jedoch unter normalen Verhältnissen infolge der Einlagerung des Reizaufnahmeapparates in das Felsenbein nicht in Frage. Es sind ausgiebige Vorrichtungen getroffen, um den adäquaten Reiz, nämlich die Schallwellen, allein zur Geltung zu bringen.

Wir wollen nun zunächst alle jene Vorrichtungen kennen lernen, die der Überleitung der Schallenergie zum Reiz aufnehmenden Sinnesepithel dienen und uns dann, nachdem wir dieses selbst mit seiner Verbindung mit dem Schallempfindungszentrum kennen gelernt haben, die Frage vorlegen, welche Funktionen bei der Hervorbringung all der mannigfaltigen Schallempfindungen den einzelnen Anteilen des Gehörapparates zuzuteilen sind.

Den am weitesten nach außen verlagerten Anteil des ganzen Hörapparates stellt die Ohrmuschel dar. Ihre Bedeutung im Dienste der Schallzuleitung tritt in der Tierwelt vielfach ganz offensichtlich zu Tage. Es ist nur notwendig, z. B. ein Pferd oder einen Hund beim Lauschen zu beobachten. Wir bemerken, wie die Ohrlöffel fortwährend in Bewegung gehalten werden. Eine sehr gut ausgebildete Muskulatur bewirkt diese. Bei vielen Nachttieren finden wir ganz besonders große Ohrlöffel, offenbar in Anpassung an die besonders große Bedeutung des Schallsinnes zur Orientierung und zum Aufsuchen von Beute bei herabgesetzter Verwendbarkeit des Lichtsinnes. Bei uns ist die Beweglichkeit der Ohrmuschel entweder ganz aufgehoben oder zwar in beschränktem Ausmaße vorhanden, jedoch ohne Zweifel ohne funktionelle Bedeutung. Es kann die Ohrmuschel nur nach oben oder unten oder seitlich verschoben werden, dagegen fehlt die Möglichkeit einer „Einstellung" der Ohrmuschel selbst, d. h. wir vermögen sie nicht der Richtung von Schallwellen entgegenzustellen, um sie auf diese Weise aufzufangen. Der geringen Bewegungsmöglichkeit der Ohrmuschel entspricht die zwar angelegte, jedoch wenig mächtige, ganz offenbar in Rückbildung begriffene, mit ihr in Beziehung stehende Muskulatur.

Es ist unserer Ohrmuschel vielfach jede Bedeutung für das Hören abgesprochen worden[1]). Es ist jedoch auch der Möglichkeit gedacht worden, daß sie infolge ihrer ganzen Konfiguration geeignet sein könnte, Schallwellen aufzufangen und nach dem äußeren Gehörgang zu reflektieren[2]). Auch dem Winkel, unter dem die Ohrmuschel am Kopfe angeheftet ist, wurde eine Bedeutung für das Hören zuerkannt[3]) und insbesondere auch

---

[1]) Vgl. z. B. *Küpper:* Archiv f. Ohrenheilk. **8**. 158 (1874). — [2]) *Joh. Müller:* Handbuch der Physiol. des Menschen. **2**. J. Hölscher, Koblenz 1837. — *E. Mach:* Sitzungsberichte der Akad. der Wissensch. Wien. (3). **48**. 283 (1863); Arch. f. Ohrenheilkunde. **9**. 72 (1874). — *E. Mach* u. *A. Fischer: Poggendorff*s Ann. **149**. 421 (1873). — [3]) *Buchanan:* Aus dem Englischen übertragen im Arch. f. Anat. u. Physiol. 488 (1828).

für die Feststellung der Richtung, in der die Schallwellen eintreffen[1]). Der Versuch mußte entscheiden. Einerseits kann man die Mitwirkung der Ohrmuschel dadurch ausschalten, daß man in den äußeren Gehörgang ein Rohr einführt und so seine äußere Mündung weiter nach außen verlegt. Gegen diese Methode kann man einwenden, daß dadurch veränderte Verhältnisse geschaffen werden. Die im äußeren Gehörgang eingeschlossene Luftsäule wird erheblich beeinflußt. Andererseits hat man die Ohrmuschel mit ihren Erhebungen und Vertiefungen mittels einer plastischen Masse bedeckt und auch den Raum zwischen ihr und dem Kopf damit ausgefüllt[2]). Weiterhin sind Fälle beobachtet, bei denen die Ohrmuschel in Verlust geraten war. Endlich hat man die Ohrmuschel künstlich in eine verschiedene Stellung zum äußeren Gehörgang gebracht und schließlich auch ihre Fläche z. B. mittels der an sie gehaltenen Hohlhand vergrößert. Die Ergebnisse derartiger Versuche waren nicht einheitlich. Es ist dies nicht überraschend, weil die meisten Versuche nicht gründlich und vor allem umfassend genug durchgeführt worden sind. Es gilt den Einfluß der Ohrmuschel auf die Richtungslokalisation der Herkunft der Schallwellen zu prüfen, ferner Einflüsse auf die Hörschärfe, auf die Klangfarbe[3]) usw. festzustellen. Überblickt man die in der Literatur niedergelegten Beobachtungen, dann kommt man zum Schlusse, daß die Ohrmuschel als Schallwellenfänger ohne Zweifel eine gewisse Bedeutung hat[4]), jedoch ist bei ihrem Fehlen der Ausfall gering, ja oft kaum feststellbar[5, 6]). Das letztere bezieht sich insbesondere auf Fälle, die nicht frisch nach Verlust der Ohrmuschel zur Beobachtung kamen. Es spricht manches dafür, daß die mehrfach unmittelbar nach ihrem Wegfall beobachtete Herabsetzung der Hörschärfe bald, z. B. durch geeignete Kopfstellungen, ausgeglichen wird. Ob einzelne Anteile der Ohrmuschel für bestimmte Töne auch als Resonator in Frage kommen, ist fraglich[7]). Sicher feststeht die Funktion des Tragus und Antitragus als Schutz des äußeren Teiles des äußeren Gehörganges.

Der äußere Gehörgang (vgl. Abb. 177)[8]) stellt einen lufthaltigen Kanal dar, der die Verbindung zwischen der Außenwelt und dem an seinem inneren Ende befindlichen Trommelfell darstellt. Seine Konfiguration ist individuell verschieden. Daraus erklärt sich, daß sein Eigenton bei verschiedenen Individuen und bei ein und derselben Person links und rechts verschieden ist. So gibt *Helmholtz*[9]) für sein rechtes Ohr f_4' als Eigenton an und für das linke c_4. Wird das Trommelfell in seiner Lage

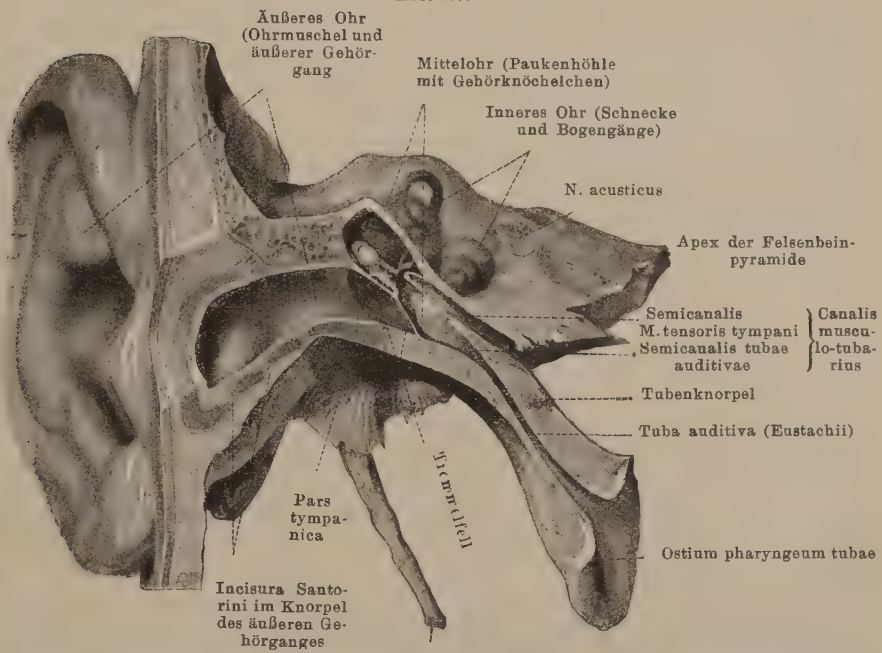
---

[1]) Vgl. *E. Weber:* Sächs. Gesellsch. der Wissensch., math.-naturw. Kl. 29 (1851). — *E. Mach:* Arch. f. Ohrenheilk. **9**. 72 (1874). — [2]) Vgl. *Esser:* Annal. d. sciences nat. 1 (1832). — *E. Harless* in *R. Wagners* Handwörterbuch der Physiol. **4**. 350. Vieweg, Braunschweig 1853. — *H. A. Rinne:* Z. f. rationelle Medizin. (3). **24**. 12 (1865). — [3]) *V. Urbantschitsch: Pflügers* Arch. **89**. 594 (1902). — [4]) Vgl. auch *S. Gatscher* u. *A. Kreidl:* Zbl. f. Physiol. **34**. 1 (1921). — [5]) Daß erhebliche Beeinträchtigungen des Hörvermögens eintreten können, beweist ein von *Gradenigo* [Zbl. f. Ohrenheilk. **2**. 342 (1904)] beobachteter Fall. — Vgl. zur ganzen Frage *H. Franke: Passow-Schäfers* Beitr. **6**. 219 (1913). Hier finden sich viele Literaturangaben. — [6]) Vgl. die schalleitende Funktion des Ohrknorpels: *Geigel:* Münch. med. Wschr. 1478, 2337 (1907). — [7]) *Burnett:* Vgl. das Referat über seine Arbeit im Arch. f. Ohrenheilk. **9**. 127 (1875). — [8]) Entnommen: *Hermann Braus:* Anatomie des Menschen. Bd. 1, 675. J. Springer, Berlin 1921. — [9]) Vgl. hierzu *H. v. Helmholtz:* Lehre von den Tonempfindungen. 4. Aufl. 187. Vieweg, Braunschweig 1877. — Vgl. ferner *W. Kieselbach: Pflügers* Arch. **31**. 95, 377 (1883).

z. B. durch Eintreiben von Luft in die Paukenhöhle verändert, dann ändert sich auch der Eigenton.

Die Wand des äußeren, etwa 2·5 *cm* langen Gehörganges ist im äußeren Teil knorplig, im inneren knöchern. Er verläuft nicht gerade, vielmehr besitzt er eine winklige Abknickung. Das hat zur Folge, daß man das Trommelfell nicht ohne weiteres von außen sehen kann, vielmehr muß man, um es betrachten zu können, jene Knickung ausgleichen. Das wird erreicht, indem man die Ohrmuschel nach rückwärts und aufwärts zieht. Dadurch wird das knorplige Rohr in die Richtung des knöchernen gebracht. Der Eingang zum äußeren Gehörgang weist Tasthaare auf. Sie

Abb. 177.



Schnitt durch das äußere Ohr und Mittelohr. Inneres Ohr durch den Knochen durchscheinend (nach einem mit Metall ausgegossenen, aufgehellten Felsenbein). Methode von *Spalteholz*. Halbschematisches Bild.

verhindern das Eindringen von Fremdkörpern und auch von Tieren (Insekten u. dgl.). Die Berührung der Haare führt zu Abwehrmaßnahmen. Drüsen, die in der Schleimhaut des äußeren Gehörganges eingelagert sind, liefern ein eigenartig riechendes, gelb bis braun gefärbtes, bitter schmeckendes Sekret. Es entstammt einerseits den „Ohrenschmalzdrüsen“ [1]) und andererseits Haarbalgdrüsen. Das Gemisch wird Ohrenschmalz, Cerumen, genannt. Es dient zum Geschmeidighalten der Schleimhaut und dient zugleich in mannigfacher Weise als Schutz. Seine ganze Beschaffenheit er-

[1]) An und für sich ist die Bezeichnung „Ohrenschmalzdrüsen“ nicht zutreffend, weil nicht eine Drüsenart allein jenes Gemisch liefert, das den Namen Ohrenschmalz führt. Vgl. hierzu *G. Schwalbe:* Handbuch der Anatomie des Menschen, herausgegeben von *Karl v. Bardeleben*. 5. (2). 178. Gustav Fischer, Jena 1898.

möglicht das Auffangen von Staub usw. Der erwähnte Geruch hält möglicherweise Tiere vom Eindringen in den äußeren Gehörgang ab. Übrigens vermittelt auch die stagnierende Luftsäule des äußeren Gehörganges einen Schutz, indem sie das mittlere und innere Ohr vor größeren Temperaturschwankungen bewahrt.

Der äußere Gehörgang dient nicht nur den in ihn eindringenden Schallwellen als Zuleitungsrohr — sie treffen übrigens nicht auf direktem Wege auf das Trommelfell auf, vielmehr kommt es infolge der erwähnten Knickung des Ganges zu Reflexionen —, sondern auch als Abflußrohr für solche[1]). Wir müssen hier vorausschicken, daß es außer einer Zuleitung von Schallwellen auf dem Wege der Luft noch eine solche durch Knorpel- und Knochengewebe gibt, sofern dieses in entsprechende elastische Schwingungen versetzt wird. Wenn wir z. B. eine schwingende Stimmgabel auf irgend eine Stelle des Schädels aufsetzen, dann vernehmen wir ihren Ton. Führen wir diesen Versuch in der Weise durch, daß zwei Versuchspersonen ihre Ohren gegenseitig durch Schläuche verbinden, und setzen wir dann der einen eine tönende Stimmgabel auf ihre Zähne oder auf den Scheitel, dann hört die andere Person den Ton ganz deutlich. Wird die Schlauchverbindung unterbrochen, indem man z. B. einen zwischengeschalteten Hahn schließt, dann unterbleibt die Überleitung des Tones. Es müssen somit die Schwingungen der Stimmgabel auf die Luft des äußeren Gehörganges übergehen und sich dann der im Schlauche befindlichen mitteilen.

Wird nach dem Aufsetzen einer tönenden Stimmgabel auf den Schädel das eine Ohr lose verschlossen, z. B. mit dem Finger, dann wird der Ton in dieses verlegt und zugleich wird verstärkt gehört (*Weber*scher Versuch)[2]). Auch diese Beobachtung läßt sich im Sinne einer Übertragung von Schwingungen der Schädelknochen auf die im äußeren Gehörgang befindliche Luft erklären[3]). Die Verhinderung des Abflusses der entstehenden Wellen bewirkt Reflexionen am verstopften Ende des Gehörganges. Hierzu kommt die Beeinflussung der Resonanz. Sie wird durch den erwähnten Abschluß des Gehörganges verstärkt[4]).

Es blieb noch zu beweisen, daß die Leitung der von außen kommenden Schallwellen durch die im äußeren Gehörgang enthaltene Luft erfolgt. Man rechnete nämlich mit der Möglichkeit einer Beteiligung seiner Wand. Nun läßt sich leicht feststellen, daß nach vollständigem Ausschluß der Luft im äußeren Gehörgang, z. B. durch Verdrängung mit Wasser[5]) oder durch Verschluß des Zuganges[6]) zu ihm, die Schallwahrnehmung sehr stark beeinträchtigt bis aufgehoben ist. Man kann z. B. einen leicht entfernbaren Verschluß am äußeren Ende des Gehörganges anbringen und dann eine Stimmgabel ertönen lassen und feststellen, in welchem Zeitpunkt angegeben wird, daß nichts mehr gehört wird. Jetzt wird der Gehörgang freigegeben. Sofort wird das Ertönen der Stimmgabel wieder wahrgenommen. Es darf nicht verschwiegen werden,

---

[1]) Vgl. *H. Claus: Passow-Schäfer*s Beiträge. **2**. 463 (1909). — [2]) *E. H. Weber:* De pulsu, anditu et tactu. Leipzig 1834. — [3]) Vgl. hierzu *E. Mach:* Sitzungsber. d. Akad. der Wissensch. Wien, math.-naturwiss. Kl. **48**. (2). 283 (1863). — *W. Tonndorf:* Z. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenh. **9**. 548 (1925). — [4]) Vgl. *A. Lucae:* A. f. Ohrenheilkunde. **3**. 186 (1867). — [5]) *Schmiedekam:* In.-Diss. Kiel 1868. — [6]) *K. Spangenberg: Passow-Schäfer*s Beitr. **6**. 121 (1913).

daß Fälle beschrieben sind, bei denen der äußere Gehörgang weitgehend durch Stenosen bzw. Atresien für die Zuleitung der Schallwellen durch die Luft ausgeschaltet war und dennoch ein ganz ordentliches Hörvermögen zustande kam[1]). Aus derartigen Beobachtungen ergibt sich die Bedeutung der später zu besprechenden Weiterleitung der Schallwellen durch die von ihnen getroffenen Schädelknochen.

Erwähnt sei noch, daß sich vom äußeren Gehörgang und auch vom Trommelfell aus Reflexe auslösen lassen. Bekannt ist ein eigenartiges Kratzen im Halse, das Hustenstöße auslösen kann, wenn jene Anteile des Gehörapparates berührt werden. Ferner ist Auslösung des Schluckaktes beobachtet. Es kommt in diesen Erscheinungen die Versorgung des äußeren Gehörganges mit dem Nervus auricularis vagi zum Ausdruck. Neben diesem Nerven ist der N. auriculo-temporalis (Ast des N. trigeminus) an der Innervation der genannten Gegend beteiligt. Er versorgt außerdem noch die Haut der Ohrmuschel, deren Hinterfläche noch Zweige von N. auricularis posterior (aus dem N. facialis) erhält. Einen weiteren Reflex stellt der sog. Ohr-Lidschlag-Reflex dar[2]). Er läßt sich durch Berührung des Trommelfelles oder durch Temperatureinflüsse (Einträufeln kalten auf etwa 17° abgekühlten Wassers in den äußeren Gehörgang) auslösen. Es erfolgt Lidschluß. Den sensiblen Anteil des Reflexbogens liefert der N. trigeminus und den motorischen der N. facialis. Außer den genannten Reflexen ist beobachtet worden, daß bei mechanischer oder kalorischer Reizung der tieferen Teile des Gehörganges oder des Trommelfelles häufig eine verstärkte Tränensekretion des gleichseitigen Auges oder auch beider Augen auftritt[3]).

Die sich abwechselnd folgenden Verdichtungen und Verdünnungen, die von einer Schallquelle ausgehen, treffen nun bei ihrer Weiterleitung am inneren Ende des äußeren Gehörganges auf das Trommelfell, Membrana tympani. Damit ergibt sich die erste Beziehung zur Schallwahrnehmung von wesentlicher Bedeutung. Das Trommelfell übernimmt die ihr zugeleiteten Schwingungen, und zwar ebenfalls in Gestalt von solchen. Es bildet die Grenze zwischen äußerem und mittlerem Ohr. In Fortsetzung der Bekleidung des äußeren Gehörganges besitzt die diesem zugewandte Fläche einen Epidermisüberzug, während die dem Mittelohr zugehörige eine Mukosa aufweist. Das Mittelohr besteht aus der Paukenhöhle (Cavum tympani), dem Antrum mastoideum und zahlreichen, im Warzenfortsatz und in der Pyramide enthaltenen, lufthaltigen Räumen (Cellulae pneumaticae). Sämtliche Anteile des Mittelohres stehen in direkter oder indirekter Beziehung zu einander. Dazu kommt dann noch die so außerordentlich wichtige Verbindung der Paukenhöhle mit der Luft des Nasenrachenraumes durch die von deren vorderer Wand abgehende Ohrtrompete, Tuba Eustachii.

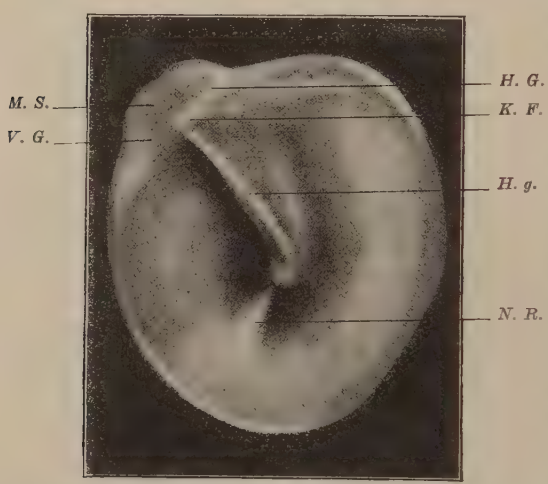
Das Trommelfell stellt eine annähernd elliptische, etwa 0·1 *mm* dicke Membran dar. Es ist schräg von hinten außen nach vorn innen an das

---

[1]) Vgl. z. B. *Alb. Burckhardt-Merian:* Arch. f. Ohrenheilk. **22**. 177 (1885). — *A. Schwendt:* Ebenda. **32**. 37 (1891). — *H. Beyer: Passow-Schäfer*sche Beitr. **6**. 108 (1913). — [2]) Vgl. hierzu *B. Kisch: Pflüger*s Arch. 173, 224 (1918); **179**. 149 (1920). — Vgl. auch *E. Fröschels: Passow-Schäfer*s Beitr. **5**. 199 (1905); Monatsschr. f. Ohrenheilk. **44**. 23, 1216 (1910). — *E. Wodak:* Arch. f. Ohrenheilk. **103**. 103 (1919); Monatsschr. f. Ohrenheilk. **55**. 591 (1921). — [3]) *Kisch:* l. c. — *Wodak:* l. c.

innere Ende des Hörganges angefügt. Beim Erwachsenen bildet das Trommelfell mit der Horizontalebene einen nach außen offenen Winkel von etwa 45—55°. Es besteht aus einer Pars flaccida (*Shrapnell*sche Membran) und einer Pars tensa. Die letztere stellt den Hauptteil des Trommelfelles dar. Sie ist im Sulcus tympanicus befestigt, während die Pars flaccida sich am oberen Rand an die durch die Squama gebildete Incisura Rivini anheftet. Die Grenze zwischen beiden Anteilen des Trommelfelles bildet der vordere und hintere Grenzstrang. Beide gehen vom kurzen Fortsatz des Hammergriffes aus. Sie inserieren an der Spina tympanica anterior und posterior (vgl. hierzu Abb. 178)[1]. Die Pars tensa besitzt eine Membrana propria. Diese besteht aus radiär und zirkulär angeordneten homogenen, stark lichtbrechenden Faserbündeln. Die Pars flaccida stellt eine schlaffe, ausschließlich aus der Gehörgangsepidermis und der Mittelohrschleimhaut bestehende Membran dar.

Abb. 178.



Linkes Trommelfell von außen gesehen. *M. S.* = Membrana Shrapnelli. *H. G.* = hinterer Grenzstrang. *K. F.* = kurzer Fortsatz. *H. g.* = Hammergriff. *N. R.* = normaler Reflex. *V. G.* = vorderer Grenzstrang.

Von ganz besonderer Bedeutung ist, daß das Trommelfell keine freie Membran darstellt, vielmehr schiebt sich zwischen die Radiär- und Zirkulärfaserschicht der lange Hammerfortsatz ein. Er tritt mit dem Trommelfell in feste Verbindung und bedingt dessen nabelförmige Einziehung. Betrachtet man das Trommelfell von außen, dann erkennt man zunächst die je nach der Art der Beleuchtung verschiedene Farbe. Bei Tageslicht sieht es perlgrau aus und bei künstlicher Beleuchtung grau-gelb-rötlich. Maßgebend ist für die Farbe des Trommelfelles seine Eigenfarbe; ferner macht sich die durchschimmernde Farbe der gegenüberliegenden medialen Paukenhöhlenwand und diejenige des zu seiner Betrachtung verwendeten Lichtes geltend. Ferner bemerkt man eine von seinem oberen Pol nach abwärts und hinten bis etwa zu seiner Mitte ziehende Linie. Sie wird durch den Hammergriff (Manubrium mallei) verursacht. Man nennt das untere, zuweilen etwas verbreiterte, etwa in der Mitte des Trommelfelles liegende Ende des Hammergriffes Umbo. Von ihm aus bemerkt man nach unten und vorn ausstrahlend einen glänzenden Lichtreflex. Er hat eine große diagnostische Bedeutung, und zwar insofern, als Veränderungen in der Stellung des Trommelfelles und solche seines Gewebes sich in einer Abänderung bzw. einem Fehlen des genannten Reflexes kundgeben[2].

[1]) Entnommen: *Alfred Denker* u. *Wilh. Brünings:* Lehrbuch der Krankheiten des Ohres und der Luftwege. 2. u. 3. Aufl. S. 8. Gustav Fischer, Jena 1915. — [2]) Vgl. z. B. *A. Passow:* Trommelfellbilder. G. Fischer, Jena 1912.

Gelangen Schallwellen, d. h. abwechselnd sich folgende Luftverdichtungen und -verdünnungen zum Trommelfell, dann gerät dieses in Schwingungen, und zwar in transversale. Sie treffen nicht alle seine Teile gleichmäßig[1]). Zu einer Zeit, in der man die Möglichkeit der Übertragung von Schallwellen durch entsprechend gedämpfte Membrane nicht kannte, wurde die Tatsache, daß eine so große Anzahl ganz verschiedenartiger Schallwellen das Trommelfell in entsprechende Mitschwingung versetzen kann, viel besprochen. Man ging von der Vorstellung aus, daß es elastische Körper gibt, die, wenn sie von Schallwellen bestimmter Art getroffen werden, mitschwingen. Unter Umständen kommt diese Eigenschaft in Form eines Mitklingens zum Ausdruck. Man hat von Resonatoren gesprochen[2]). Wir wissen z. B. daß die verschieden langen und verschieden stark gespannten Saiten eines Klaviers mitklingen, wenn die der einzelnen Saite entsprechenden Schallwellen einwirken. Nun dachte man, es könnten im Trommelfell die einzelnen Fasern ebenfalls je nach ihrer Länge und ihrer Spannung Resonatoren bestimmter Einstellung darstellen. Diese Vorstellung führte zu einer besonders sorgfältigen Beachtung der Strukturverhältnisse des Trommelfelles, insbesondere in bezug auf die Faserrichtung, -länge usw. Seitdem wir wissen, daß jede gespannte elastische Membran auf eine sehr große Anzahl von Schallwellenarten reagiert, und die tägliche Erfahrung uns zeigt, mit welchem Grade von Genauigkeit die Membran einer Phonographenschalldose einerseits Schallwellen eines weiten Bereiches der Höhe aus der Luft aufnimmt und mittels eines mit ihr fest verbundenen Stiftes auf eine Wachsplatte überträgt, und die Membran umgekehrt beim Wandern eines solchen über Berg und Tal der in Wachs eingegrabenen Schwingungsform wieder in entsprechende Schwingungen versetzt wird, die sich der umgebenden Luft in Form von Verdichtungen und Verdünnungen mitteilen, wodurch wiederum die Bedingungen für die Bildung von Schallwellen gegeben sind, überrascht uns der Umstand, daß die das Trommelfell darstellende Membran in so weitem Umfang von verschiedenartigen Schallwellen in Mitbewegung versetzt wird, nicht mehr[3]). Ebenso wenig bedarf der Umstand, daß sie so zahlreichen, sich rasch folgenden Wellenbewegungen zu folgen vermag, besonderer Erklärungsversuche, z. B. in Gestalt der Annahme besonderer Vorrichtungen zur Abdämpfung der einzelnen Mitschwingungen, um Störungen der folgenden zu vermeiden. Die unregelmäßige trichter- und kegelförmige Gestalt des Trommelfelles bedingt an und für sich Dämpfungen. Dazu kommt noch die Verwachsung mit dem Hammerstiel[4]).

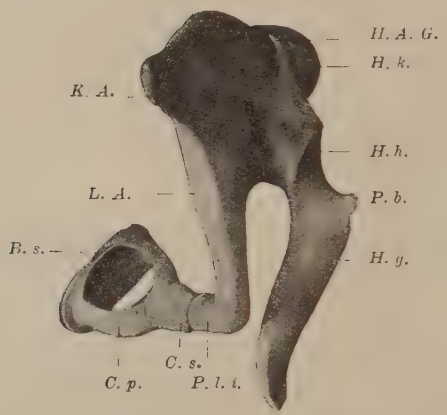
Wir gehen von der Tatsache aus, daß das Trommelfell beim Eintreffen von Schallwellen in transversale Schwingungen versetzt wird, die in ihrer Art in engstem Zusammenhang mit den im jedem Augenblick auf es eintreffenden Luftverdichtungen und -verdünnungen stehen[5]). Es fragt sich

---

[1]) Vgl. hierzu *L. Mader:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien. (3). **109**, 37 (1900). — [2]) Vgl. hierzu die grundlegenden Studien von *H. v. Helmholtz: Pflügers* Archiv. **1**. 34 (1869). — Vgl. auch *Politzer:* Archiv f. Ohrenheilkunde. **6**. 36 (1874). — [3]) Vgl. hierzu *Heinrich:* Bull. de l'acad. des sc. de Cracovie. Juli 1903. — [4]) Vgl. über die Bedeutung der Dämpfung der Schwingungen einer Membran für ihre Fähigkeit, möglichst genau auf ganz verschiedenartige Schwingungen und nicht in besonders hohem Maße auf solche zu reagieren, die ihrem Eigenton entsprechen, u. a. *Hensen* in *Hermanns* Handbuch der Physiol. **3** (1880); Z. f. Biol. **23**. 291 (1887). — *A. Fick:* Beiträge zur Physiol. Festschrift für *C. Ludwig*. Leipzig. 23 (1886). — *L. Hermann: Pflügers* Arch. **47**. 347 (1890). — [5]) Vgl. über direkte Beobachtungen der Bewegungen

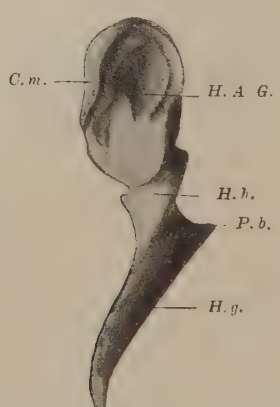
nun, in welcher Art und Weise der ganze Bewegungsvorgang sich weiter fortpflanzt, und zwar bis zur Übertragung des ganzen energetischen Vorganges in irgend einer Form auf das in Frage kommende Sinnesepithel.

Abb. 179.



H. g. = Hammergriff. *P. b.* = Proc. brevis. *H. h.* = Hammerhals. *H. k.* = Hammerkopf. *H. A. G.* = Hammer-Amboßgelenk. *A. K.* = Amboßkörper. *K. A* = kurzer Amboßschenkel. *L. A.* = langer Amboßschenkel. *B. s.* = Steigbügelfußplatte. *C. p.* = hinterer Schenkel. *C. s.* = Steigbügelköpfchen *P. l. i.* = Process. lenticularis incudis.

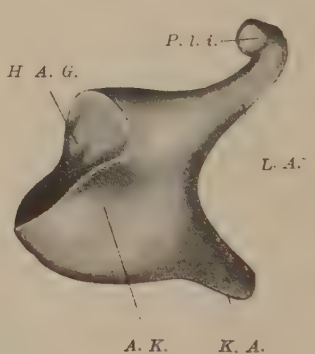
Abb. 180.



Rechter Hammer von hinten gesehen.

C. m. = Hammerkopf. *H. A. G.* = Hammer-Amboßgelenk. *H. h.* = Hammerhals. *P. b.* = Proc. brevis. *H. g.* = Hammergriff.

Abb. 181.



Amboß.

A. K. = Amboßkörper. *H. A. G.* = Hammer-Amboßgelenk. *P. l. i.* = Proc. lenticularis incudis. *L. A.* = langer Amboßschenkel. *K. A.* = kurzer Amboßschenkel.

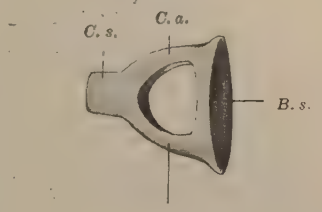
Jenseits des Trommelfelles stoßen wir auf den Inhalt der Paukenhöhle. Sie enthält Luft und ist von einer drüsenlosen Schleimhaut ausgekleidet.

---

des Trommelfelles: *E. Mach* u. *J. Kessel:* Ber. d. Akad. d. Wissensch. zu Wien, math.-phys. Kl. **66.** (3) (1872). — *Berthold:* Monatsschr. für Ohrenheilkd. (3) (1872). — *Nagel* u. *Samojloff:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 505 (1898).

In ihr finden sich als besondere, mit dem Gehörvorgang in Beziehung stehende Gebilde zwei Muskeln und die Gehörknöchelchen. Diese letzteren fesseln unser Interesse ganz besonders, stehen sie doch einerseits durch den langen Fortsatz des Hammers in fester Verbindung mit dem Trommelfell, und andererseits stellt der Steigbügel mit seiner Platte, die mit der Membran des ovalen Fensters in Verbindung steht, eine Beziehung zum inneren Ohre her. Die genannte Membran grenzt auf der anderen Seite an eine Flüssigkeit von relativ großer Viskosität. Auf diese, Labyrinthwasser genannte Flüssigkeit, werden nun die Bewegungen des Trommelfelles übertragen [1]), und zwar wirken dabei die Gehörknöchelchen als einheitliches Ganzes [2]), d. h. sie übertragen die Schwingungen des Trommelfelles auf die Membran des ovalen Fensters, die ihrerseits diese an das Labyrinthwasser weitergibt, ohne daß sie selbst in sich in solche geraten. Betrachten wir zunächst die Anordnung der Gehörknöchelchen (vgl. hierzu die Abb. 177, 179, 183, 184, 185; ferner 180—182). In den ersteren sind sie im Zusammenhang und in den letzteren einzeln dargestellt (vgl. in Hinsicht auf ihre Anordnung auch Abb. 177, S. 327).

Abb. 182.



Steigbügel.

C. s. = Steigbügelköpfchen. *C. p.* = hinterer Schenkel. *C. a.* = vorderer Schenkel. *B. s.* = Steigbügelfuß.

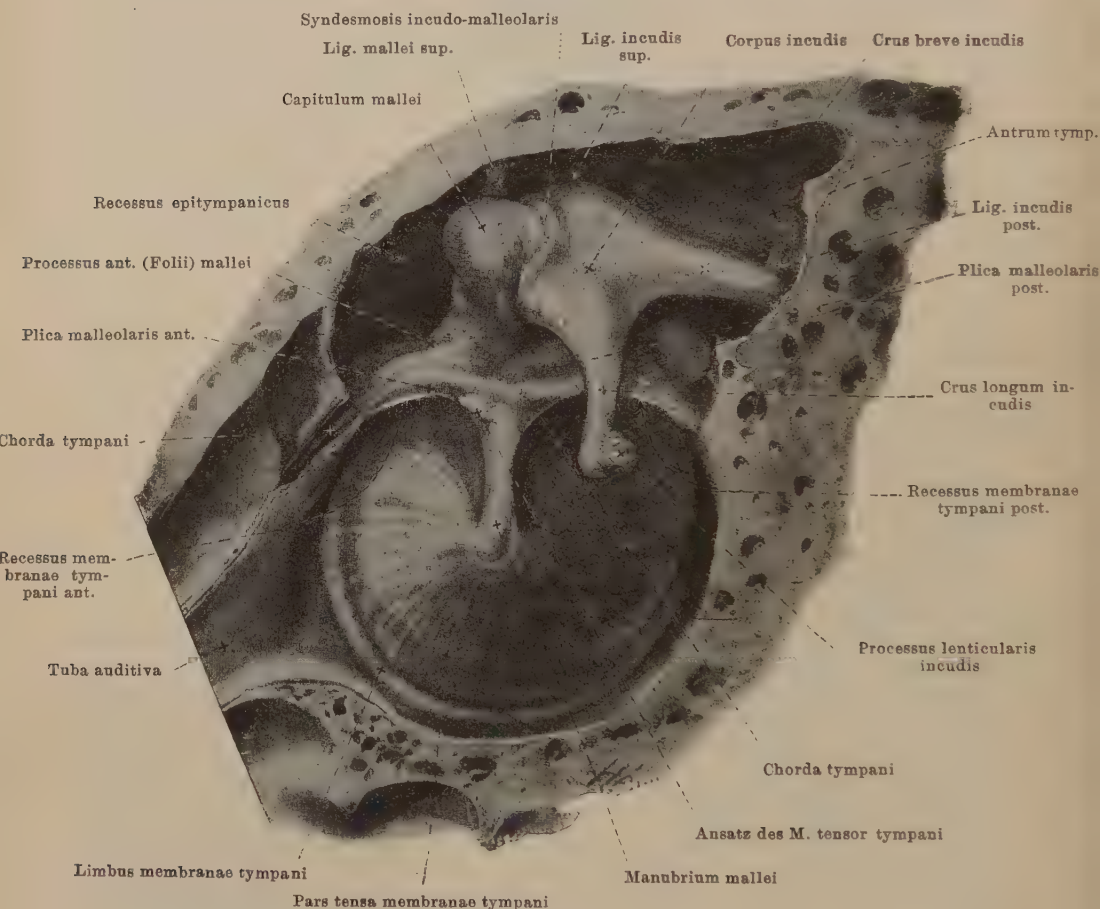
Die knöcherne Verbindung zwischen Trommelfell und der Membran des ovalen Vorhoffensters ist in der Tierreihe auf verschiedene Weise bewerkstelligt. So zeigen z. B. die Vögel einen einheitlichen Knochen (Columella genannt). Bei uns finden sich drei, unter sich gelenkig verbundene Knöchelchen, nämlich Hammer, Amboß und Steigbügel. Der erstere (Malleus) ist, wie schon erwähnt, mit der äußeren Kante seines Griffes mit der Membrana propria des Trommelfelles fest verbunden. An seinem oberen Ende befindet sich der das Trommelfell nach außen vordrängende kurze Fortsatz. Der Hammergriff ist durch den nach innen abgebogenen Hals mit dem Hammerkopf verbunden. Dieser weist eine sattelförmige Gelenkfläche auf, mit der er in Verbindung mit der entsprechend ausgehöhlten Gelenkfläche des Ambosses steht [3]). Sie befindet sich an seiner vorderen äußeren Oberfläche. Dem Amboßkörper schließen sich zwei Fortsätze an, nämlich ein kurzer und ein langer Amboßschenkel. Der erstere zieht horizontal nach hinten und ruht auf der unteren Kante des Aditus ad antrum (Hohlraum in Fortsetzung der Paukenhöhle nach hinten und oben, vgl. hierzu Abb. 185, S. 336) [4]). Der letztere zieht nach abwärts in die Paukenhöhle und trägt an seinem medialwärts abgebogenen Ende den Processus lenticularis incudis, mit Hilfe dessen die Ver-

[1]) Vgl. hierzu *Ed. Weber:* Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-naturwiss. Kl. 29 (1851). — [2]) Vgl. hierzu *Politzer:* Arch. f. Ohrenheilkd. **1**. 59 (1864); **6**. 35 (1873). — *Lucae:* Arch. f. Ohrenheilkd. **1**. 303 (1864). — [3]) Die Annahme von *Helmholtz*, wonach dieses Gelenk in Form eines „Sperrzahngelenkes" in der Art funktionieren sollte, daß Hammer und Amboß bald gemeinsam, bald getrennt bewegt werden, trifft nicht zu. Vgl. hierzu *Hugo Frey: Pflügers* Arch. **139**. 548 (1911). — *Goebel: Passow-Schäfers* Beitr. **4**. 385 (1911). — [4]) Entnommen: aus *W. Spalteholz,* Handatlas der Anatomie. Bd. 3, S. 834, Abb. 962. S. Hirzel, Leipzig. 10. Aufl. 1921.

bindung mit dem Köpfchen des Steigbügels hergestellt wird. Dieser selbst besteht außer diesem aus den beiden Schenkeln, an die sich die Fußplatte anschließt. Die letztere ist, wie schon oben erwähnt, mit der das ovale Fenster überspannenden Membran fest verbunden.

Das Hammer-Amboßgelenk stellt ein Sattelgelenk dar, während die Verbindung zwischen dem Amboß und dem Steigbügel einem

Abb. 183.



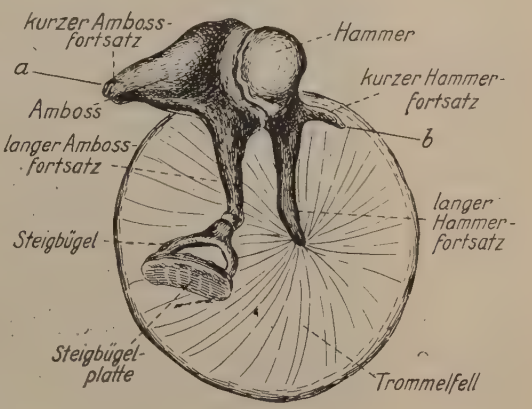
Rechtes Trommelfell mit Hammer und Amboß von innen, hinten und oben. Vergr. 6:1. (Die vom Amboß nach oben ziehende Schleimhautfalte, Plica incudis, und die vom Hammerkopf nach vorn verlaufende Falte, die beide die Pars cupularis des Recessus epitympanicus medianwärts abgrenzen, sind nicht gezeichnet.)

Kugelgelenk vergleichbar ist. Die Lage der einzelnen Gehörknöchelchen ist durch Bänder gesichert. Beim Hammer wirkt im gleichen Sinn die Verwachsung mit dem Trommelfell. Dazu kommen die S. 330 erwähnten, vom kurzen Hammerfortsatz nach vorn und hinten verlaufenden Grenzstränge. Ferner geht von der vorderen Fläche des Hammerhalses ein Band, das Ligamentum anterius mallei, aus. Es verläuft durch die Glaserspalte

nach vorn zum Margo tympanicus. Ein weiteres Band entspringt etwa in gleicher Höhe, wie das eben genannte. Dieses, Ligamentum externum mallei genannte Band, zieht nach außen zu der Incisura Rivini. Es strahlt in die Pars flaccida Shrapnelli aus. Vom Scheitel des Hammerkopfes zieht das Ligamentum superius zum Dach des Aditus ad antrum. Schließlich ist noch das Ligamentum posterius zu nennen. Es stellt die Verlängerung des Lig. anterius nach hinten vor. *Helmholtz* [1]) hat die beiden Ligamente, nämlich das Lig. anterius und posterius, als Achsenband bezeichnet, weil der Hammer sich um jene bei seinen Bewegungen dreht. Der Amboß weist nur ein Band auf, nämlich das Lig. posterius incudis. Es befestigt die Spitze des kurzen Amboßschenkels an der lateralen Wand des Aditus.

Die Bewegungen der Gehörknöchelchen vollziehen sich, wie schon S. 333 erwähnt, als Einheit, und zwar um das genannte Achsenband, wobei die Achse, wie in Abb. 184 *(a—b)* dargestellt, von vorn nach hinten gerichtet ist. Sie fällt in ihrer Richtung annähernd mit dem nach vorn gewandten kurzen Hammerfortsatz und dem nach hinten gerichteten kurzen Amboßfortsatz zusammen. Man kann die Funktion der Gehörknöchelchen mit derjenigen eines Winkelhebels vergleichen [2]). Erfolgt Einwärtsbewegung des Trommelfells, dann muß der lange Hammerfortsatz der Bewegung folgen. Auch der lange Amboßfortsatz muß sie mitmachen und mit ihm der Steigbügel. Es folgt eine Bewegung der Steigbügelplatte in der Richtung nach dem Vorhof zu, d. h. es wird die Membran des ovalen Fensters nach innen bewegt. Nun ist der Hammerfortsatz ungefähr $1^1/_2$mal so lang als der lange Amboßfortsatz. Das hat zur Folge, daß die Schwingungsamplitude, die das Trommelfell ausführt, in entsprechender Weise vermindert wird, d. h. die Steigbügelplatte gibt die Bewegungen des Trommelfelles mit herabgesetzter Amplitude wieder. Gleichzeitig erfolgt eine Verstärkung der Druckschwankungen, und zwar dadurch, daß die Membran des ovalen Fensters nur etwa den dreiundzwanzigsten Teil der Oberfläche des Trommelfelles besitzt

Abb. 184.

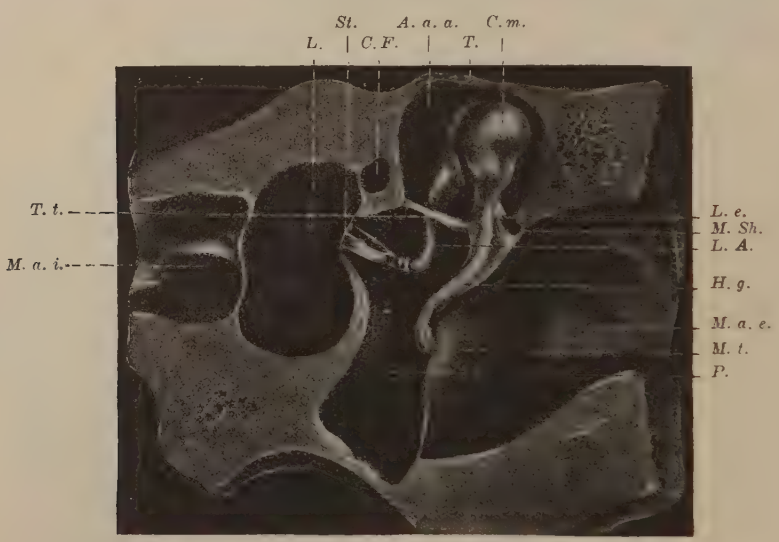


[1]) Der geniale *H. v. Helmholtz,* dessen überragend großen Anteiles an der Erforschung des Lichtsinnes wir bereits gedacht haben, hat auch den Schallsinn und die Schallempfindungen in grundlegender Weise erforscht und Fundamente gelegt, auf denen wir heute noch weiterbauen. Wir müßten seinen Namen fast bei jeder Darlegung von Funktionen des Schalleitungs- und Schallaufnahmeapparates nennen. Es sei auf sein grundlegendes Werk: Die Lehre von den Tonempfindungen als physiologische Grundlage für die Theorie der Musik. 6. Aufl. Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1913 (1. Aufl. 1862), verwiesen. — [2]) Vgl. *Ed. Weber:* Ber. d. math.-naturwiss. Kl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. zu Leipzig. **3.** 29 (1851).

(3:70 *mm*). Wir haben somit im „Trommelfell-Gehörknöchelchen-Membran des ovalen Vorhoffensters-Apparat" eine Einrichtung vor uns, die dazu dient, Trommelfellschwingungen von relativ großer Amplitude und zugleich relativ geringer Kraft in Schwingungen der Membran des ovalen Fensters von geringerer Amplitude und größerer Kraft umzusetzen[1]).

Wir müssen nunmehr noch der Muskeln gedenken, die Einfluß auf Anteile des eben geschilderten Schallwellenüberleitungsapparates haben. Sie sind beide quergestreift. In der Regel sind sie der willkürlichen Infunktionssetzung entzogen. Es gibt jedoch Individuen, die sowohl den Musculus tensor tympani als auch den Musculus stapedius willkürlich zu innervieren vermögen. Der erstere entspringt am Dach der knorpligen

Abb. 185.



Frontalschnitt durch den äußeren Gehörgang, Paukenhöhle und Labyrinth (nach *Politzer*).
M. a. i. = innerer Gehörgang. *T. t.* = Sehne des M. tensor tympani. *L.* = Labyrinth. *St.* = Stapesfußplatte. *C. F.* = Canalis Fallopiae. *A. a. a.* = Aditus ad antrum. *T.* = Tegmen tympani. *C m.* = Hammerkopf. *L. e.* = Ligamentum externum mallei. *M. Sh.* = Membrana Shrapnelli. *L. A.* = langer Amboßschenkel. *H. g.* = Hammergriff. *M. a. e.* = äußerer Gehörgang, *M. t.* = Trommelfell. *P.* — Paukenhöhle.

Tuba Eustachii und zum Teil auch vom großen Keilbeinflügel. Er verläuft zunächst außerhalb der Paukenhöhle in einem unmittelbar über der genannten Tube befindlichen Kanal und betritt beim Übergang in jene den Semicanalis pro tensore tympani. Der Tensor tympani weist zwei Sehnenbündel auf[2]), ein mediales, das sich am Processus cochleariformis ansetzt, und ein laterales, das zum Hammerhals zieht. Dieses letztere Bündel verläßt die ursprüngliche Richtung des Muskels und verläuft in einem Winkel von fast 90° dazu quer durch die Paukenhöhle, um die schon erwähnte

[1]) Vgl. hierzu *H. v. Helmholtz:* l. c. — *F. Bezold:* Arch. f. Ohrenheilkunde. **16**. 1 (1880). — *O. Frank:* Sitzungsber. d. bayr. Akad. d. Wissensch., math.-physikal. Kl. Verlag der bayr. Akad., München 1923; Z. f. Biol. **79**. 191 (1923). — [2]) Vgl. *Erich Ruttin:* Z. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. **61**. 330 (1921).

Verbindung zum Hammerhals einzugehen (vgl. hierzu Abb. 185)[1]). Der Tensor tympani besitzt übrigens eine Beziehung zum M. tensor veli palatini. Sie wird durch ein von ihm zu diesem übergehendes Faserbündel hergestellt. Beide Muskeln werden vom N. trigeminus innerviert.

Der Musculus stapedius erhält seine Nervenversorgung durch den N. facialis. Er liegt in einem kleinen, mit dem Canalis Fallopiae in Verbindung stehenden Kanal. Durch die Eminentia pyramidalis tritt seine Sehne aus und verläuft in der Richtung nach vorn und etwas nach außen und oben zu der hinteren Fläche des Steigbügelköpfchens.

Kontrahiert sich der M. tensor tympani, dann wird das Trommelfell nach innen gezogen und gespannt. Zugleich weisen die Gehörknöchelchen die oben erwähnten Bewegungen auf, d. h. die Steigbügelplatte tritt tiefer in das Vorhoffenster hinein. Tritt der M. stapedius in Tätigkeit, dann wird der hintere und untere Rand der Stapesfußplatte durch den nach hinten, innen und unten erfolgenden Zug vestibularwärts gedrängt. Nun ist diese mittels eines Bandes, Ligamentum annulare im Rahmen des Vorhoffensters befestigt. Es ist an der vorderen Umrandung der Fußplatte wesentlich breiter und dünner als an der hinteren[2]). Das hat zur Folge, daß die erwähnte Bewegung nur geringfügig sein kann. Es wird die durch das straff angespannte Ringband fixierte hintere Umrandung der Platte des Steigbügels zum Hypomochlion, auf das gestützt sich ihr vorderer oberer Rand nach außen bewegt, d. h. mit anderen Worten, während die Kontraktion des M. tensor tympani zu einem Tiefertreten der Stapesfußplatte im ovalen Fenster führt, wird vom M. stapedius aus umgekehrt eine Bewegung derselben nach außen bewirkt. Man kann beide Muskeln nach dem Erfolg ihrer Wirkung als Antagonisten auffassen.

Wir können uns nicht mit der Feststellung der Wirkung der genannten beiden Muskeln auf bestimmte Anteile des Schallaufnahme- und Schalleitungsapparates begnügen, vielmehr möchten wir erfahren, welche Bedeutung der ganzen Einrichtung beim Hörvorgang zukommt und vor allem auch, welche Reize es sind, die sie in Funktion setzen. Wir dürfen nach allem, was wir bis jetzt über das Verhalten von Muskeln kennen gelernt haben, ohne weiteres voraussetzen, daß sowohl der M. tensor tympani als auch der M. stapedius (man hat auch beide Muskeln Binnenmuskeln des Ohres genannt) beständig einen fein einregulierten Tonus aufweisen. Veränderungen in dessen Größe und ferner Kontraktionen der Muskeln sind ohne Zweifel von der Zuführung bestimmter Reize abhängig. Da ferner jene Muskeln in der Regel ohne unser Zutun ihre Aufgaben erfüllen, denken wir sofort an Reflexvorgänge und suchen nach der Reizquelle und vor allem nach den Erregungen zentripetal leitenden Bahnen. Von diesen aus müssen jene dann auf den N. trigeminus bzw. den N. facialis übergehen. Der Versuch mußte entscheiden[3]). Es zeigte sich, daß der M. tensor tympani und der M. stapedius auf Schallreize reagieren[4]). Es bildet der N. cochlearis den zentripetal leitenden Anteil des

---

[1]) Entnommen: *Alfred Denker* und *Wilh. Brünings:* l. c. — [2]) *Eysell:* Arch. f. Ohrenheilkunde. **5**. 237 (1870). — [3]) Vgl. hierzu *A. Politzer:* Sitzgsber. d. Wiener Akad. der Wissensch. 427 (1860). — Weitere Literatur siehe bei *T. Kato: Pflügers* Arch. **150**. 569 (1913). — [4]) *V. Hensen:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 584 (1878). — *A. Bockendahl:* Arch. f. Ohrenheilkd. **16**. 281 (1880). — *J. Pollak:* Med. Jahrb. 355 (1885). — *V. Hammerschlag:* Arch. f. Ohrenheilkd. **46**. 1 (1899); **47**. 251 (1900). — *Ostmann:*

Reflexbogens. Bei schwachen akustischen Reizen antwortet nur der M. stapedius mit einer Zuckung. Der Tensor tympani bleibt dagegen in Ruhe. Kurz dauernde Reize bewirken beim M. stapedius kurz dauernde Zuckungen, während ein länger dauernder Reiz zu einer entsprechend lang anhaltenden Dauerkontraktion führt. Die Folge der Kontraktion des genannten Muskels auf die Stellung und Beweglichkeit der Steigbügelplatte haben wir bereits S. 337 kennen gelernt. Wirken größere Schallintensitäten auf das Ohr ein, dann tritt zu der Kontraktion des genannten Muskels diejenige des M. tensor tympani. Auch er reagiert auf kurze und lang dauernde Reize verschieden, und zwar entspricht sein Verhalten in dieser Hinsicht ganz dem des M. stapedius. Auch auf hohe Töne antworten die beiden Muskeln mit einer Zuckung. Sind die akustischen Reize sehr stark, dann kommt es zu tetanischen Zuckungen, d. h. zu Dauerkontraktionen. Bisher konnten solche bei Versuchen am Menschen nicht eindeutig beobachtet werden, wohl aber konnte auch bei ihm festgestellt werden, daß der Tensorreflex um so leichter ausgelöst wird, je höher und stärker der Ton ist und je unangenehmer er empfunden wird[1]).

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß die Wirkung der Funktion der Binnenmuskeln des Ohres nicht die einer Anpassung des Schallaufnahme- und Schalleitungsapparates an bestimmte Tonhöhen sein kann[2]), vielmehr ist ihre Tätigkeit ohne jeden Zweifel im Sinne eines Schutzes für das Labyrinth aufzufassen. Er kann sich auf zwei Arten geltend machen. Einmal können die Amplituden der schwingenden Anteile der genannten Apparate verringert werden, und dann kann auch die Kraft, mit der die Steigbügelplatte auf das Labyrinthwasser einwirkt, gedämpft werden. Zumeist dürften sich wohl beide Möglichkeiten zusammen auswirken. Bei schwachen und tiefen Tönen dürften die Binnenmuskeln des Ohres so eingestellt sein, daß jene an und für sich einen schwachen Reiz bedeutenden Schwingungen möglichst voll zur Wirkung gelangen, d. h. es wird keine Dämpfung mittels der Tätigkeit der erwähnten Muskeln erfolgen. Sobald jedoch die Reizintensität durch Anwachsen der Stärke der Schalleinwirkungen und insbesondere auch durch Zunahme der Höhe des Tones ansteigt, tritt, angepaßt an jene, eine Kontraktion der genannten Muskeln mit dem Erfolg einer Abdämpfung jener Einrichtungen, die dem Labyrinth und damit zugleich dem Reizaufnahmeapparat energetische Vorgänge vermitteln, ein. Es wird so das so außerordentlich zart gebaute Schallsinnesorgan vor Beschädigungen behütet[3]). Daß diese Annahme berechtigt ist, bewiesen Versuche der folgenden Art. Es wurden die Binnenmuskeln außer Funktion gesetzt, und hierauf das Ohr lange Zeit andauernden Einwirkungen intensiver Schallreize ausgesetzt. Es zeigten sich frühzeitiger Schädigungen in

---

Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 75 (1898); 546 (1899); Arch. f. Ohrenheilkd. **46**. 14 (1899). — *W. Köhler:* Z. f. Psychol. **54**. 250 (1909). — *T. Kato: Pflügers* Arch. **150**. 569 (1913). — *Ernst Mangold* und *A. Eckstein: Pflügers* Arch. **152**. 589 (1913). — [1]) Vgl. hierzu *E. Man Egold* und *A. ckstein:* l. c. — Vgl. auch die gegenteilige Anschauung bei *A. C. H. Waar:* Acta otolaryngol. **5**. 335 (1923). — [2]) Vgl. zu dieser Ansicht z. B. *E. Mach:* Sitzgsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. **48**. u. **51** (1863). — *A. Lucae:* Berliner klin. Wschr. Nr. 16 (1874). — Schon *A. Schapringer* [Sitzungsber. d. Wiener Akad. **62** (1878)] wandte sich gegen die Annahme, daß die Binnenmuskeln des Ohres eine Akkommodation des Trommelfelles auf die Tonhöhe bewirken. — Vgl. auch *V. Hensen: Pflügers* Arch. **87**. 355 (1901). — *W. Köhler:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **58**. 59 (1910). — [3]) Vgl. hierzu auch *Fr. Bezold:* A. f. Ohrenhkd. **16**. 1 (1880).

jenem Apparate, in dem die Umwechslung der „Schallenergie" in diejenige Energieform erfolgt, die jenen Zustand auslöst, der sich in der Entstehung einer Schallempfindung auswirkt, als wenn die beiden Muskeln ihre Funktionen erfüllten.

Erwähnt sei noch, daß mechanische und elektrische Reizung des N. cochlearis ebenfalls zur Kontraktion der Binnenmuskeln des Ohres führt[1]). Sie unterbleibt auf Schallreize, wenn der genannte Nerv leitungsunfähig geworden ist. Denselben Erfolg hat ein Versagen des Reizaufnahmeapparates[2]), d. h. jede Unterbrechung der Reflexbahn, mag sie nun ihren sensiblen oder motorischen Anteil betreffen, muß zu einem Ausfall des besprochenen Reflexvorganges führen. Es hat sich gezeigt, daß es noch andere sensible Bahnen gibt, die Erregungen auf die motorischen Nerven der Binnenmuskeln des Ohres zu übertragen vermögen. So beobachtete man Kontraktionen im Anschluß an Schmerzreize. Ferner zeigten sich solche, als dem N. vagus zugehörige, im N. facialis verlaufende Fasern (ihre Zuführung besorgt der N. auricularis internus nervi vagi) gereizt wurden[3]). Dieser Reflex läßt sich auch durch Berührung der Ohrmuscheln und des Gehörganges auslösen.

Wir haben schon S. 336 erwähnt, daß es Personen gibt, die imstande sind, die Binnenmuskeln willkürlich zu innervieren. Einzelne davon vermögen nur den M. tensor tympani mit Willen zur Kontraktion zu bringen und wieder andere nur den M. stapedius. Wieder anderen Personen gelingt es, beide Binnenmuskeln willkürlich zu beeinflussen. Dieser Umstand ist dazu benützt worden, um weitere Anhaltspunkte für ihre Bedeutung für den Hörvorgang zu gewinnen[4]). In Abb. 186[5]), S. 340, sind Tensorkontraktionen, und zwar solche, die durch Töne zur Auslösung kamen und solche, die willkürlich herbeigeführt wurden, dargestellt. Photographiert wurden die Druckschwankungen im äußeren Gehörgang, der mit einem Manometer in Verbindung stand. Bei willkürlich ausgelösten Tensorkontraktionen konnte wohl eine gewisse Schalldämpfung festgestellt werden[6]), jedoch nicht in einem so ausreichenden Ausmaße, daß unangenehme Schallempfindungen unterdrückt worden wären. Während der willkürlich ausgelösten Kontraktion des Tensors wird subjektiv ein starkes brausendes Geräusch vernommen[7]).

Wir wollen hier noch einfügen, daß das Trommelfell nicht nur die Funktion hat, auf Schallwellen mit entsprechenden transversalen Schwingungen zu antworten und damit ihre Überführung nach dem Labyrinth einzuleiten, vielmehr dient es zugleich als Schutz des Mittelohres. Es bildet einen dichten Verschluß gegen dieses und verhindert damit das Eindringen von Fremdkörpern. Es besitzt ferner einen hohen Grad von Sensibilität. Berührungen des Trommelfelles rufen sofort energische

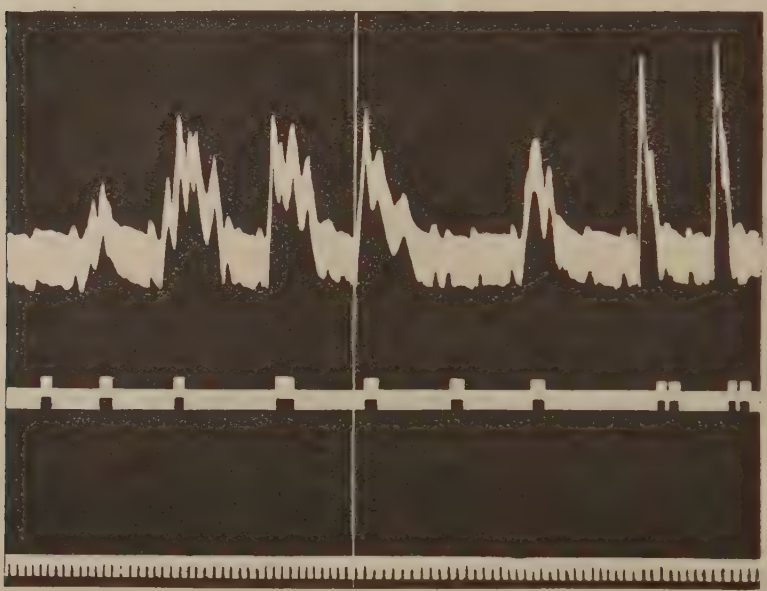
---

[1]) *T. Kato:* l. c. — [2]) Vgl. *J. Pollack:* Med. Jahrb. 355 (1885) — *V. Hammerschlag:* A. f. Ohrenhkd. **46**. 1 (1899); **47**. 251 (1899). — [3]) *T. Kato:* l. c. — [4]) *E. Mangold: Pflügers* Archiv. **149**. 539 (1913) (hier finden sich Literaturangaben über weitere Fälle und Beobachtungen). — Vgl. auch *W. Filehne:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 100 (1913). — *E. Mangold* und *A. Eckstein: Pflügers* Arch. **152**. 589 (1913). — [5]) Entnommen: *E. Mangold* und *A. Eckstein: Pflügers* Arch. **152**. 595 (1913). — [6]) Vgl. hierzu auch *Politzer:* Arch. f. Ohrenhkd. **4**. 28 (1869). — *Schapringer:* Sitzungsber. d. Wiener Akad., math.-naturw. Kl. **62**. (2). 571 (1870). — *K. L. Schäfer:* Handbuch der Physiol. (herausgegeben von Nagel). **3**. 557 (1905). — [7]) Über den Rhythmus des Tensor tympani bei willkürlicher Innervierung, vgl. *R. Wagner:* Z. f. Biol. **81**. 217 (1924).

Abwehrbewegungen. Die Membrana tympani schützt mit der Paukenhöhle zugleich auch das innere Ohr und behütet dieses u. a. vor größeren Temperaturschwankungen und sonstigen Einflüssen aller Art.

Wir haben bisher ausschließlich von der Überleitung der Schwingungen des Trommelfelles mittels des Gehörknöchelchenapparates auf das Labyrinthwasser[1]) gesprochen. Wir dürfen uns jedoch nicht durch die unser Interesse in besonders hohem Maße fesselnde Verbindung von Trommelfell und Membran des ovalen Fensters verleiten lassen, nur ihr allein Beziehungen zum Hörvorgang zuzuerkennen. Vielmehr müssen wir uns nach weiteren Möglichkeiten der Schallwellenübertragung nach dem Labyrinth umsehen. Vorausschicken müssen wir, daß neben dem ovalen Fenster

Abb. 186.



Reflektorische Tensorkontraktionen bei hohen Pfiffen, darnach zwei willkürliche Zusammenziehungen des Tensors.

noch ein rundes vorhanden ist. Auch es ist durch eine Membran abgeschlossen, und zwar ist seine eine Seite der Paukenhöhle und seine andere dem Labyrinth zugewandt. Im Gegensatz zu der Membran des ovalen Fensters grenzt diejenige des runden unmittelbar an die Luft der Paukenhöhle. Auf der anderen Seite befindet sich Labyrinthwasser. Kurz erwähnt sei schon an dieser Stelle, daß jede nicht allzu kleine Einbuchtung der Membran des ovalen Fensters ein entsprechendes Ausweichen jener des runden Fensters zur Folge hat. Sie wird dabei nach der Paukenhöhle zu vorgedrängt. Diese Bewegungen der beiden Membrane finden nur in kleinem Ausmaße statt.

[1]) Diese Bezeichnung ist nicht ganz richtig, sofern man nach dem Vorschlag von *Alexander* dem Labyrinth die Schnecke gegenüberstellt. Vgl. hierzu Vorlesung 14, S. 345.

Es fragt sich nun zunächst, ob die Membran des runden Fensters in ihrer Stellung ausschließlich von derjenigen des ovalen Fensters abhängig ist. Die Beantwortung dieser Frage ist von grundsätzlicher Bedeutung [1]). Schwingt das Trommelfell nach innen, dann muß es nicht nur zu einer Bewegung der Gehörknöchelchenkette kommen, vielmehr wird auch die in der Paukenhöhle vorhandene Luft bewegt. Es entstehen Verdichtungen, denen Verdünnungen folgen, d. h. es pflanzen sich Schallwellen jenseits des Trommelfelles in der Paukenhöhlenluft fort. Sie treffen auf die Wände der Paukenhöhle und unter anderem auch auf die Membran des runden Fensters [2]). Diese ist auch Membrana tympani secundaria genannt worden. Es besteht nun durchaus die Möglichkeit, daß die letztere in ihrer Bewegung Einfluß auf diejenige des ovalen Fensters, d. h. auf die Steigbügelplatte hat und jedesmal, wenn das Trommelfell in bestimmter Richtung schwingt, sowohl die Membran des ovalen, als auch diejenige des runden Fensters eine entsprechende Bewegung ausführt. Keine der beiden Membranen hat ausschließlich Einfluß auf die andere, vielmehr wird im Falle der Einwirkung von Schallwellen auf das Trommelfell die Amplitude und die Kraft der Bewegung jeder einzelnen unter dem Einfluß der anderen Membran stehen, d. h. es wird keine davon diejenige Bewegung ausführen können, die in Frage käme, wenn die eine oder andere Membran in ihrer Gegenwirkung in Wegfall käme [3]). Nun dürfte die S. 336 geschilderte Einrichtung, wonach durch die Gehörknöchelchen die Amplitude der Schwingung verringert und zugleich ihre Kraft erhöht wird, dem von der Steigbügelplatte auf das Labyrinthwasser ausgeübten Stoß, was die Kraft anbetrifft ein Übergewicht über jenen geben, den die Membran des runden Fensters — durch die Luftleitung der Schallwellen vermittelt — ausüben kann. Wir kommen auf diesen Punkt noch zurück. Hervorgehoben sei, daß dann, wenn beide Fenster verschlossen sind, Taubheit eintritt [4]). Von sehr großer Bedeutung ist ferner die Feststellung, daß beim Fehlen der Gehörknöchelchen das Hörvermögen ein auffallend gutes sein kann [5]).

Außer der Schalleitung durch die Luft der Paukenhöhle kommt nun noch diejenige durch die Kopfknochen in Frage. Hierzu ist zunächst folgendes zu bemerken. Setzen wir einen tönenden festen Körper direkt auf Teile des Kopfes (Zähne, Scheitel usw.) auf, dann geraten die betreffenden Knochen in entsprechende Schwingungen.

---

[1]) Vgl. hierzu *A. H. Buck:* Arch. f. Augen- und Ohrenheilkd. **1**. (2). 121 (1870). — *C. H. Burnett:* Ebenda. **2**. (2). 64 (1872). — *E. Mach* und *J. Kessel:* Sitzungsberichte d. Akad. d. Wissensch., Wien. (3). **66**. 337 (1872). — [2]) Vgl. hierzu *Carlo Secchi:* Das runde Fenster als einziger Weg für die Übertragung der Töne aus der Luft auf das Labyrinth. Univer. tipogr. edit. Turin 1902 [ref. in Z. f. Ohrenheilkunde. **41**. 375 (1902)]. — Vgl. auch *Fr. Bezold:* Z. für Ohrenheilkunde. **37**. 197 (1900); Archiv für Ohrenheilkunde. **75**. 203 (1908). — *A. Denker: Pflügers* Archiv. **64**. 600 (1896). — *H. Beyer: Passow-Schäfers* Beitr. **6**. 92 (1913). — [3]) Vgl. hierzu *Fritz Specht:* Arch. f. Ohren-, Nasen- und Kehlkopfheilkd. **114**. 1 (1925). — [4]) Vgl. *Lucae:* Die chronische progressive Schwerhörigkeit. J. Springer, Berlin 1907. — *J. Habermann:* Arch. f. Ohrenheilkd. **53**. 52 (1901). — [5]) Vgl. hierzu *A. Schwendt:* Zeitschrift für Ohrenheilkd. **37**. 1 (1900). — *H. Beyer:* Verhandl. d. Berliner otol. Gesellsch. 1908. — *G. Gradenigo:* Arch. f. Ohrenheilkunde. **54**. 249 (1902); **55**. 1 (1902). — *G. Zimmermann:* Arch. f. Ohrenheilkde. **81**. 229 (1910). — *Escat:* Die Schwerhörigkeit durch Starrheit der Paukenfenster. G. Fischer, Jena 1897. — *F. Pedrazzini:* Presse méd. **32**. 984 (1924). — Vgl. auch *J. A. Keen:* J. of laryngol. and otol. **40**. 363 (1925).

Sie pflanzen sich in diesen fort und gelangen unter anderem auch zum Gehörorgan. Man spricht in diesem Falle von einer direkten Knochenleitung. Nach der Meinung der einen Autoren erfolgt unmittelbar im Anschluß an die Schwingungen der Knochen deren Übertragung auf das Labyrinthwasser, sobald die es umgebende Knochenwand von jenen getroffen wird. Andere Forscher sind der Meinung, daß sich die Schwingungen der Knochen zunächst auf die Luft der Paukenhöhle fortpflanzen. Von dieser aus würde dann das Trommelfell in Mitbewegung versetzt. Nunmehr würde genau ebenso, wie wenn dieses von außen her von Schallwellen getroffen wird, der Gehörknöchelchenapparat die Weiterleitung der Schwingungen auf das Labyrinthwasser besorgen. Man spricht im erwähnten Falle von einer kranio-tympanalen Leitung[1]). Es besteht kein Zweifel darüber, daß sie in Erscheinung tritt, jedoch ist sie offenbar nicht Bedingung für die Übertragung von Schwingungen von Schädelknochen auf das Labyrinthwasser. Auch dann, wenn der Kopf unter Wasser getaucht ist und in diesem sich Schallwellen fortpflanzen, kommt es zu deren Weiterleitung durch die Schädelknochen[2]).

Es können auch durch Schallwellen, die aus der Luft auf Schädelknochen auftreffen, Schwingungen in diesen ausgelöst werden. In diesem Falle spricht man von einer indirekten Knochenleitung. Schon relativ schwache Schallwellen vermögen sich in ganz erheblichen Schwingungen der Knochen auszuwirken. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß neben der Zuleitung von Schallwellen durch den Gehörknöchelchenapparat und die Luftleitung innerhalb der Paukenhöhle auch ihrer Übertragung durch die Knochenleitung eine Bedeutung zukommt[3]).

Die Zuleitung von Schallwellen zu dem durch sie erregbaren Sinnesepithel erfolgt bei direkter Knochenleitung offenbar unter weniger günstigen Bedingungen, als bei ihrer Einwirkung vom äußeren Gehörgang aus auf das Trommelfell. *Rinne*[4]) bewies dies, indem er eine schwingende Stimmgabel z. B. zwischen die Zähne nahm und sie dann, nachdem ihr Klang nicht mehr wahrzunehmen war, vor den äußeren Gehörgang brachte. Nunmehr konnte dieser noch einige Zeit vernommen werden.

Wir haben bereits hervorgehoben, daß die Paukenhöhle mit lufthaltigen Räumen in Verbindung steht (vgl. S. 333). Es ist daran gedacht worden, daß sie im Sinne einer Resonanz wirksam sein könnten[5]).

Es verbleibt uns nun noch die Feststellung der Bedeutung des S. 329 erwähnten Kanales, der die Paukenhöhle mit dem Nasenrachenraum in Beziehung setzt. Es ist dies die Ohrtrompete. Sie verläuft von der vorderen Paukenhöhlenwand zu der seitlichen Wand des genannten Raumes, und zwar in der Richtung nach vorn, innen und unten (vgl. Abb. 177, S. 327). Sie umfaßt eine Länge von etwa 3·5 *cm* und besteht aus einem kurzen knöchernen Anteil, an den sich in einem Winkel abgebogen der längere

---

[1]) Sie ist zum erstenmal von *A. Lucae* [Arch. f. Ohrenheilk. **3**. 187 (1867)] festgestellt worden, und zwar beobachtete er Bewegungen der Gehörknöchelchen, als Schallwellen durch Knochen weitergeleitet wurden. — [2]) Vgl. hierzu *H. G. Runge:* Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. **5**. 289 (1923). — [3]) Vgl. hierzu auch *Dennert:* Arch. f. Ohrenheilk. **78**. 197 (1909). — [4]) *H. A. Rinne:* Prager Vierteljahresschrift. **1**. 71 (1855); Z. f. rationelle Med. (3). **24**. 12 (1865). — Vgl. auch *G. Gradenigo:* Arch. néerl. de physiol. **7**. 51 (1922). — *R. Sonnenschein* u. *J. P. Minton:* Ann. of otol., rhinol. and laryngol. **32**. 85 (1923). — [5]) *Kretschmann: Pflügers* Arch. **108**. 499 (1905).

knorplige und zum Teil membranöse Anteil anschließt[1]). Die Tuba ossea besitzt eine zarte, flimmerndes Zylinderepithel tragende Schleimhaut. Drüsen fehlen. Sie sind der das gleiche Epithel tragenden Schleimhaut der knorpligen Ohrtrompete eigen, jedoch finden sie sich nur an der medialen Wand und am Boden des Kanals, während sie der dessen Dach bildenden Schleimhaut fehlen. Es findet sich ferner adenoides Gewebe, das zum Teil zu Follikeln angehäuft ist.

Die Tuba Eustachii stellt keinen die Paukenhöhle beständig mit dem Nasenrachenraum verbindenden Kanal dar, vielmehr legen sich an seiner engsten Stelle seine Wandungen aneinander. Es hat dies einen Verschluß zur Folge. Jener, Isthmus genannte Ort findet sich am Übergang der knöchernen in die knorplige Tube. Die Eröffnung jener Stelle erfolgt jedesmal dann, wenn ein Schluckakt erfolgt[2]). Jene Muskeln, die an ihm beteiligt sind, sind zugleich Tubenerweiterer. Es sind dies der Musculus levator und tensor veli palatini. Dazu kommt noch unterstützt vom Ligamentum salpingo-pharyngeum der Musculus retrahens tubae, auch salpingo-pharyngeus genannt.

Den Eingang zur Tube von dem Nasenrachenraum aus erkennt man an einer trichterförmigen Einsenkung. Sie wird nach hinten zu von dem verdickten Ende des medialen Tubenknorpels begrenzt (Tubenwulst). Das Ostium pharyngeum tubae befindet sich annähernd in gleicher Höhe, wie das hintere Ende der unteren Nasenmuschel.

Die große Bedeutung einer Verbindung zwischen Paukenhöhle und Nasenrachenraum wird sofort klar, wenn man, ohne zu schlucken, sich größeren Schwankungen des Luftdruckes aussetzt. Wir wollen annehmen, daß sich jemand in einem Raum befinde, in dem Atmosphärendruck herrsche. Wir wollen ferner voraussetzen, daß die Versuchsperson wiederholt den Schluckakt vollzogen habe. Dabei wird, wie schon erwähnt, jedesmal die Paukenhöhlenluft in Beziehung zu derjenigen des Nasenrachenraumes gesetzt, d. h. es erfolgt, falls solche vorhanden sind, ein Ausgleich von Druckunterschieden. Nunmehr ist das Trommelfell von außen (Gehörgangsluft) und innen (Paukenhöhlenluft) gleichmäßig belastet. Wird nun der Druck im Aufenthaltsraum erhöht, dann wird das Trommelfell nach innen gedrückt, denn es wirkt von außen ein höherer Druck auf es ein als von innen. Es macht sich jener Vorgang, abgesehen von dem leicht feststellbaren Einziehen des Trommelfelles, an einer Verschlechterung des Hörens bemerkbar. Ferner treten Schmerzen auf. Das Trommelfell wird mit Zunahme des Außendruckes mehr und mehr nach innen gedrückt (bzw. gezogen) und dabei angespannt. Seine Beweglichkeit leidet. Sobald der Schluckakt vollzogen wird, tritt Druckausgleich ein. Caissonarbeiter, die beim Betreten des Caissons von einem Ort geringeren Druckes zu einen solchen eines höheren übergehen, werden angewiesen, durch Schluckakte die Anpassung an den veränderten Außendruck zu vollziehen. Das gleiche ist erforderlich, wenn der Ort erhöhten Druckes verlassen wird. Waren in früheren Zeiten größere Druckunterschiede nur in Ausnahmefällen gegeben (z. B. auch bei Lufterschütterungen durch Schüsse), so hat

[1]) Vgl. hierzu *N. A. Pautow:* Z. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. **11**. 467 (1925). — [2]) *Politzer:* Würzburger naturwiss. Zeitschr. 92 (1861). — *V. Tröltsch:* Arch. f. Ohrenheilk. **1**. 15 (1864). — *E. Zaufal:* Arch. f. Ohrenheilk. **9**. 133 (1874); **9**. 228 (1875); **10**. 79 (1875). — *G. Bilancioni:* Arch. internat. de laryng., oto-rhinol. usw. **2**. 1 (1923).

die Eroberung der Luft durch das Luftschiff und das Flugzeug Verhältnisse geschaffen, unter denen Druckausgleiche zwischen Paukenhöhlen- und Außenluft in Gestalt der mit ihr in Verbindung stehenden Luft des Nasenrachenraumes fortlaufend erforderlich werden.

Die mit dem Schluckakt automatisch verknüpfte Herstellung des Luftaustausches zwischen Paukenhöhle und Nasenrachenraum kommt nicht nur dann zur Geltung, wenn Druckunterschiede auftreten, die von Druckänderungen in der Außenwelt herrühren, vielmehr käme es dann, wenn die Luft in der ersteren abgeschlossen bliebe, durch Resorption von solcher zu einer Abnahme des Luftgehaltes und damit wäre ebenfalls der Anlaß zu einer Einziehung des Trommelfelles gegeben.

Von der Eröffnung der Tube beim Schluckakt kann man sich leicht dadurch überzeugen, daß man vor die Nasenlöcher eine schwingende Stimmgabel bringt. Im Augenblick des Schluckens wird sie stärker gehört. Auch die eigene Stimme erschallt während des Schluckaktes lauter. Man kann den Tubenverschluß auch dadurch sprengen, daß man Mund und Nasenöffnungen verschließt und nunmehr kräftig exspiriert (*Valsalva*scher Versuch)[1]). Es erfolgt eine Vorwölbung des Trommelfelles. Wird umgekehrt angestrengt eingeatmet (*Johannes Müller*scher Versuch)[1]), dann entweicht Luft aus der Paukenhöhle nach dem Nasenrachenraum. Das Trommelfell wird eingezogen. Man kann auch Luft mittels eines Gummiballons, an den ein in das eine Nasenloch eingeführtes Rohr angeschlossen ist, in die Paukenhöhle einführen. Es wird bei zugehaltenen Nasenlöchern durch Zusammendrücken des Luft einschließenden Gummiballons solche unter Druck in den Nasenrachenraum eingeführt. Zugleich wird die Versuchsperson aufgefordert zu schlucken. Einerseits wird dadurch der Nasenrachenraum nach unten abgeschlossen und andererseits die Tube eröffnet.

[1]) Vgl. Physiologie II, S. 368. — Über den Einfluß dieser Versuche auf das Hörvermögen vgl. *E. Lüscher:* Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. **11**. 184 (1925).

Vorlesung 14.

Schallsinn und Schallempfindung.

(Fortsetzung.)

Der Bau des inneren Ohres. Die Hörbahn und die kortikalen Hörzentren. Die beim Sprechen, Lesen und Schreiben in Betracht kommenden Zentren und Leitungsbahnen.

Wir sind den Schallwellen, die durch die Luft auf Anteile des Kopfes und darunter auch auf das Trommelfell übertragen werden, bis zum Übergang auf die jenseits des ovalen und runden Fensters befindliche Flüssigkeit gefolgt. Wir stehen nun vor der schwierigen Aufgabe, eine Erklärung für die Überführung des für jenes Sinnesepithel, von dem aus Schallempfindungen vermittelt werden, adäquaten Reizes in jene Energieform zu finden, die diese zur Auslösung bringt. Wir erinnern uns der gleichen Aufgabe beim Lichtsinn. Wir müssen auch hier so vorgehen, daß wir zunächst einen möglichst genauen Einblick in die vorhandenen Einrichtungen zu gewinnen suchen. Im Anschluß daran gilt es Beziehungen zwischen jenen Stößen, die dem Labyrinthwasser bei der Übertragung von Schallwellen erteilt werden und bestimmten Strukturen des Schallperzeptionsapparates aufzufinden.

Beginnen wir mit der Betrachtung des Baues des inneren Ohres. Es tritt uns dabei sofort eine große Schwierigkeit entgegen. Es umfaßt nämlich das innere Ohr keine physiologische Einheit, vielmehr finden wir in engster Gemeinschaft mehrere Sinnesorgane vereinigt. Wir haben im inneren Ohr den Vorhof (Vestibulum) und daran anschließend einerseits die Bogengänge (Canales semicirculares) und andererseits die Schnecke (Cochlea). Die letztere kommt mit ihrem Inhalt bei uns wohl allein für die Übermittlung von Schallempfindungen in Frage, während die übrigen Anteile des inneren Ohres, Labyrinth genannt[1]), in Beziehung zum Körpergleichgewicht und zum Muskeltonus stehen. Es sei daran erinnert, daß wir bereits Beziehungen von Labyrinthanteilen zu Augenbewegungen kennen gelernt haben (vgl. S. 275). Wir werden auf die Funktionen des gesamten Labyrinthes noch eingehend zurückkommen. An dieser Stelle

[1]) *G. Alexander* hat vorgeschlagen, den Ausdruck Labyrinth nur für den Vorhof und die Bogengänge zu verwenden und die Schnecke jenen als für sich bestehenden Apparat gegenüber zu stellen. (Vgl. Verhandl. d. Ges. deutscher Hals-, Nasen- und Ohrenärzte, Kissingen. J. Springer, Berlin 1923.) Handbuch der Neurologie des Ohres (herausgegeben von *G. Alexander* u. *O. Marburg*), 1. 2. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1924.

wollen wir uns ausschließlich mit jenen Einrichtungen befassen, die im Dienste der Vermittlung von Schallempfindungen stehen. Wir müssen jedoch, weil morphologisch die engsten Beziehungen zwischen der Schnecke und dem Labyrinth vorhanden sind, auch jener kurz gedenken, die offenbar bei uns für die Auslösung von Schallempfindungen entweder gar keine oder doch keine wesentliche Bedeutung haben.

Das Sinnesepithel des Schallsinnesorganes ist in der membranösen Schnecke eingeschlossen. Diese umgibt ebenso, wie das membranöse Labyrinth, eine knöcherne Kapsel. Sie entspricht in ihrer ganzen Anlage im großen und ganzen den genannten membranösen Anteilen. Nur an wenigen Stellen kommt es zu einer unmittelbaren Verbindung beider. Im übrigen findet sich zwischen knöcherner und membranöser Wand eine Flüssigkeit, genannt Perilymphe. Sie soll in Beziehung zu jener Flüssigkeit, die sich im subarachnoidalen Raume befindet, stehen, und zwar soll der Aquaeductus cochleae diese vermitteln. Er mündet an der hinteren Felsenbeinfläche und ist übrigens nicht immer offen, indem ab und zu Bindegewebseinlagerungen ihn verschließen; ja es wird sogar behauptet, daß ein Verbindungskanal, der den Austausch zwischen Perilymphe und Liquor cerebrospinalis ermögliche, in keinem Falle in Funktion sei[1]). Wir wollen an dieser Stelle nicht auf die zahlreichen Einzelheiten des Baues des knöchernen und häutigen Labyrinthes und der Schnecke eingehen, uns vielmehr mit der Hervorhebung der wesentlichsten Punkte begnügen[2]), und zwar unter Betrachtung der Abb. 187—190. Abb. 187 stellt die Lagebeziehung des Vorhofes zur knöchernen Schnecke dar. Gleichzeitig erkennt man ihre Stellung zum Grund des inneren Gehörganges. Die Cochlea stellt einen Kanal dar, der sich bei uns etwa zweieinhalbmal schneckenartig um ihre Achse (genannt Spindel, Modiolus), herumwindet. Sie mündet in den vorderen und inneren Anteil des Vorhofes ein. Die Spindel zeigt zahlreiche feine Kanälchen. Sie dienen dem Durchtritt von Blutgefäßen und von Nervenfasern. Der Schneckenkanal verengert sich nach der blind endigenden Spitze, Cupula genannt, zu. Er steht mit der Paukenhöhle, durch eine Membran abgetrennt, mittels des runden Fensters in Beziehung. Wir haben diese so wichtige Stelle bereits S. 340 kennen gelernt.

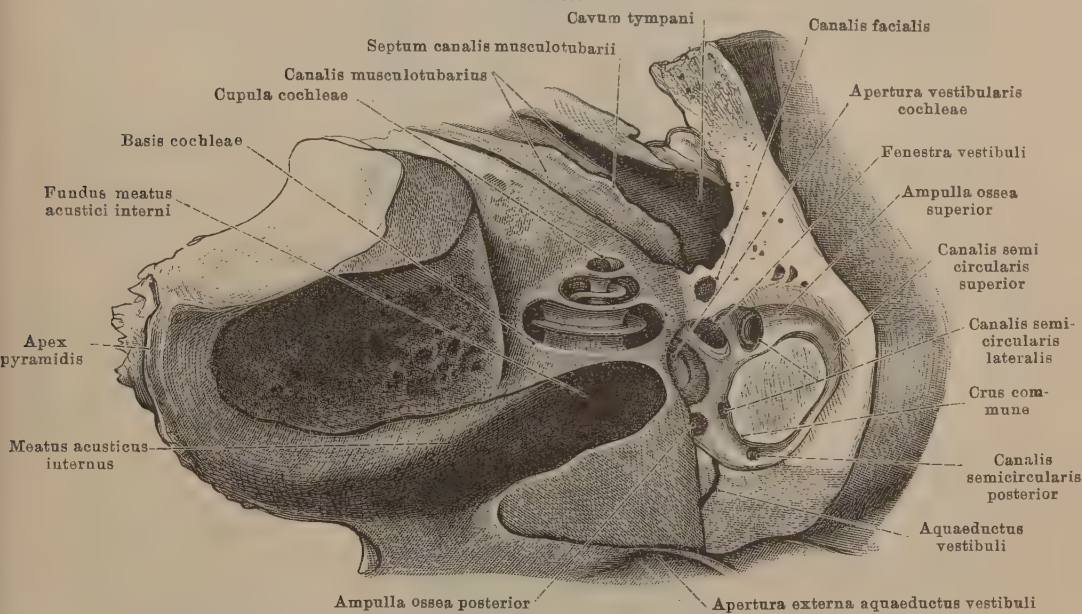
In der Abb. 187[3]) erkennt man deutlich, wie von der Spindel aus ein knöcherner Vorsprung gegen die Wand der Schnecke vordringt, ohne diese zu erreichen. Vgl. hierzu auch Abb. 188—190[4]). Insbesondere die zuletzt genannte Abbildung zeigt deutlich, daß die einzelnen Schneckenwindungen durch die genannten knöchernen Vorsprünge nur zum Teil in zwei Ab-

---

[1]) Vgl. *Gustav Retzius:* Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm 1884. — *Alex. Rejtö:* Monatsschr. f. Ohrenh. **55**. 324 (1921). — *J. Karlefors:* Z. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. **67**. 286 (1923). — *K. L. Chilow:* Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. **5**. 404 (1923). — [2]) Vgl. die Lehrbücher der Anatomie u. Histologie: z. B. *Philipp Stöhr* u. *W. von Möllendorff*, Lehrbuch der Histologie. 20. Aufl. Gustav Fischer, Jena 1924. — *L. Szymonowicz* und *R. Krause.*) 5. Aufl. Ernst Kabitzsch, Leipzig 1924. — Vor allem sei auf die eingehende Darstellung von *G. Alexander* im Handbuch der Neurologie des Ohres, herausgegeben von *G. Alexander* und *O. Marburg*, Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1924, verwiesen. Hier finden sich ausgedehnte Literaturangaben. — [3]) Entnommen: *Toldt* und *F. Hochstetter:* Anatomischer Atlas. **3**. 12. Aufl. Urban & Schwarzenberg. Berlin-Wien 1923. — [4]) Entnommen: *Toldt* und *F. Hochstetter:* Anatomischer Atlas. **3**. 12. Aufl. 945—946. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1923.

schnitte getrennt sind, und zwar in dem dem Modiolus benachbarten Anteil. Von dem freien Rande der Lamina spiralis ossea genannten Vorsprünge zieht zur lateralen Wand der Schnecke eine Membran, genannt Lamina spiralis membranacea. Sie stellt einen Teil der membranösen Schnecke dar. Durch sie und den knöchernen Anteil der Scheidewand wird der Schneckenkanal in zwei Abteilungen zerlegt, und zwar in die der Spitze (Cupula) der Schnecke zugewandte Scala vestibuli und die nach der Schneckenbasis gerichtete Scala tympani. Beide Abschnitte stehen in der Cupula durch eine kleine Öffnung (Helicotrema genannt) mit einander in Verbindung. An der Schneckenbasis fehlt eine solche, indem die Lamina spiralis membranacea bis an die äußere Wand des Schnecken-

Abb. 187.



Die Lagebeziehungen des Vorhofes zur Schnecke und der letzteren zu dem Grund des inneren Gehörganges und zu dem Canalis musculotubarius, an einem rechten Schläfenbein von oben her dargestellt. Der obere Bogengang ist seiner ganzen Länge nach eröffnet und die Flüssigkeitsleitung des Vorhofes (Aquaeductus vestibuli) eine Strecke weit bloßgelegt.

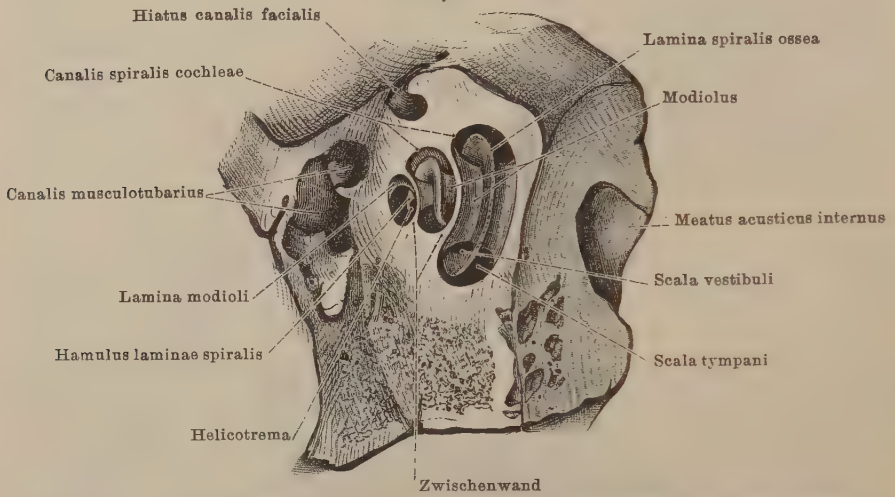
kanals vorspringt und dadurch die Scala tympani vom Vestibulum abschließt. Dieser Befund ist von besonderer Bedeutung.

Die Scala tympani endet blind geschlossen an der Membran des runden Fensters, während die Scala vestibuli an der Schneckenbasis in die Perilymphräume des Vestibulums mündet und dadurch Beziehungen zur Membran des ovalen Fensters und damit zur Steigbügelplatte erhält (vgl. hierzu Taf. XVI, Abb. 1[1]). Wir erkennen ohne weiteres, daß eine Übertragung von Schallwellen auf die Perilymphe, sei es nun durch die Kette der Gehörknöchelchen, sei es durch Schwingungen der Membran des runden Fensters in jedem Falle zu einer Einwirkung auf die genannte membranöse

[1]) Entnommen: *Toldt* und *F. Hochstetter:* Anatom. Atlas. l. c. S. 949.

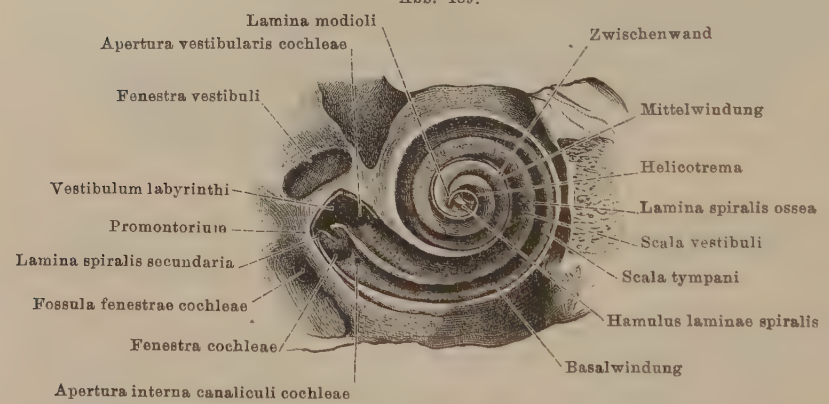
Scheidewand zwischen der Scala vestibuli und tympani führen muß. Man könnte freilich an eine Fortpflanzung der übertragenen Wellen durch die in Betracht kommende Scala bis zur Cupula denken und sich vorstellen, daß jene nunmehr durch das erwähnte Helicotrema hindurch auf die

Abb. 188.



Die knöcherne Schnecke, Cochlea, parallel zu ihrer Längsachse durchschnitten. Ihre Lagebeziehung zu dem Canalis musculotubarius. Ansicht der lateralen Schnittfläche. Dargestellt durch einen quer zur Längsrichtung des rechten Felsenbeines geführten Sägeschnitt.

Abb. 189.



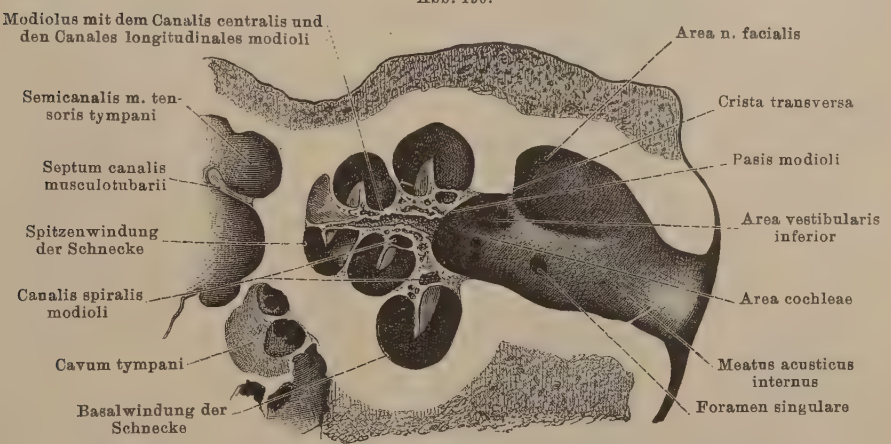
Die knöcherne Schnecke des rechten Ohres, nach Abtragung des Canalis caroticus und des Canalis musculotubarius von vorn her dargestellt. Die durch Entfernung der Außenwand eröffneten Schneckenwindungen sind von der Kuppel der Schnecke aus, d. h. von der vorderen und lateralen Seite her, zu sehen.

Perilymphe der anderen Abteilung des Schneckenkanals übergehen. Im allgemeinen dürfte jedoch beim nach Einwärtsschwingen der Steigbügelplatte die Membran des runden Fensters direkt durch eine entsprechende Bewegung des benachbarten Anteiles der Lamina spiralis membranacea zum entsprechenden Ausweichen gebracht werden. Und ebenso werden

Schwingungen, die von der Membran des runden Fensters ausgehen, auf dem kürzesten Wege auf die Membran des ovalen Fensters bzw. die Steigbügelplatte übertragen.

Vom freien Ende der Lamina spiralis ossea geht nicht nur eine Membran aus, die gewissermaßen ihre Fortsetzung bildet, vielmehr hebt sich noch eine weitere membranöse Wand ab. Sie zieht, wie aus der Taf. XV [1]) u. der Abb. 191 [2]), S. 350, zu ersehen ist, schräg nach oben auf die äußere Schneckenwand zu. Es wird dadurch ein Kanal von der Scala vestibuli abgetrennt, der ausschließlich von Wänden mit membranöser Struktur begrenzt ist [3]). Es ist dies der häutige Schneckenkanal. Seinen Boden bildet die Lamina spiralis membranacea. Sie bildet, wie schon erwähnt, einen Teil der Wand der Scala tympani. Dann folgt die schräg nach oben ziehende, Membrana vestibularis *(Reissneri)* genannte Wand. Sie grenzt nach oben an die Scala vestibuli. Endlich können wir die äußere, an die

Abb. 190.



Axialer Durchschnitt durch die knöcherne Schnecke des rechten Ohres. Die Spindel, Modiolus, ist ihrer ganzen Länge nach durchschnitten.

knöcherne, äußere Schneckenwand angrenzende Wand unterscheiden. Der häutige Schneckenkanal endet in der Cupula blind. Nahe an seinem unteren, ebenfalls blinden Ende geht ein Kanal, Ductus reuniens genannt, ab. Dieser verbindet den Ductus cochlearis mit dem Sacculus. Der erwähnte häutige Kanal enthält in seinem Inneren eine ziemlich zähe Flüssigkeit. Sie ist Endolymphe genannt worden (vgl. hierzu auch Taf. XVI, Abb. 1).

Die der Scala tympani und vestibuli zugekehrten äußeren Flächen des Ductus cochlearis sind von einer Fortsetzung des Periostes, das die

---

[1]) Entnommen: *Toldt* und *F. Hochstetter:* Anatomischer Atlas. **3**. 12. Aufl. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1923. — [2]) Entnommen: *A. Eckert-Möbius* im Handbuch der speziellen pathol. Anatomie und Histologie (herausgegeben von *Henke* u. *Lubarsch*). **12**. 74. J. Springer, Berlin 1926. — [3]) Vgl. die Literatur über den Bau des Schallsinnesorganes bei *Walther Kolmer:* Ergebnisse der Physiol. *(Asher-Spiro)*. **11**. 372 (1911). — Hervorgehoben seien vor allem *Retzius:* Biol. Unters. **12**. 21 (1904). — *W. Kolmer:* Arch. f. mikr. Anat. **74**. 159 (1908). — *Held:* Abhandl. der sächs. Gesell. d. Wiss., math.-physik. Kl. **31**. Nr. 5 (1908).

beiden Skalen auskleidet, überzogen. An der äußeren Wand ist es stark verdickt (vgl. Abb. 191). Dieser Anteil des Periostes ist Ligamentum spirale genannt worden. Es besteht in unmittelbarer Nähe des Knochens

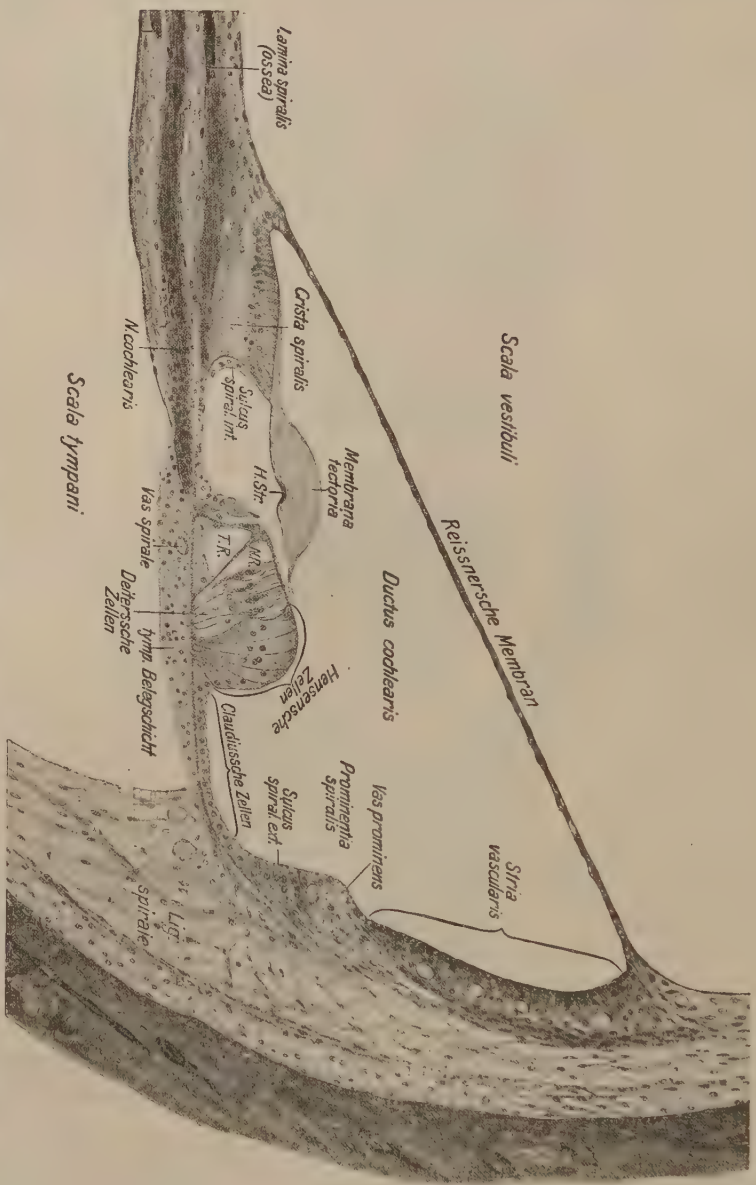


Abb. 191.

Radiärschnitt durch den Ductus cochlearis der Mittelwindung eines erwachsenen Menschen (nach einem Präparat von *Wittmaack*). *H. Str.* = *Hensensche* Streifen. *N. R.* = *Nuelscher* Raum. *T. R.* = Tunnelraum.

aus derbfaserigem Bindegewebe (eigentliches Periostgewebe). Mehr nach innen zu wird es lockerer. Kubisches Epithel stellt die Abgrenzung gegen das Innere des Ductus cochlearis dar. Die äußere Schneckenwand ist

durch ein dichtes Netz von Blutgefäßen ausgezeichnet — Striae vasculares genannt. Es wird angenommen, daß von ihnen aus die Endolymphe gebildet wird und auch Anteile davon zur Resorption kommen. Die vestibulare Wand (*Reissner*sche Membran genannt) besteht auch aus einer Fortsetzung des Periostes, und zwar desjenigen der Scala vestibuli. Das feinfaserige, mit platten Zellen durchsetzte Bindegewebe zeigt als Belag eine einfache Schicht von polygonalen Epithelzellen. Sie kleiden an dieser Stelle das Innere des Ductus cochlearis aus. Die tympanale Wand weist zwei Anteile auf, nämlich den Limbus spiralis und die Lamina spiralis membranacea. Der erstere besteht aus derbem Bindegewebe. Es ist mit dem Periost der Lamina spiralis ossea verwachsen. Der Limbus sitzt breit auf der letzteren auf und endet mit einem sich aufwärts zuschärfenden Rande. Er ist Labium vestibulare genannt worden. Der freie Rand der Lamina spiralis ossea führt den Namen Labium tympanicum (vgl. hierzu Abb. 191). Zwischen beiden „Lippen" verläuft der sog. Sulcus spiralis internus. An der freien Oberfläche besitzt der Limbus spiralis eigenartig gestaltete Papillen. Sie sehen unregelmäßigen Halbkugeln ähnlich. Gegen das Labium vestibulare zu wachsen sie zu schmalen, langen Platten aus. Diese Gebilde sind *Huschke*sche Gehörzähne genannt worden. Sie liegen in einfacher Reihe nebeneinander. Die Oberfläche des Limbus zeigt einen Überzug von stark abgeplatteten Epithelzellen. Der freie Rand der Lamina spiralis ossea weist zahlreiche Öffnungen auf. Durch diese treten Nervenfasern in das Epithel der Lamina spiralis membranacea über. Man hat diese Stelle Lamina spiralis Zona (Habenula) perforata genannt.

Unser Interesse fesselt in besonders hohem Maße die Struktur der Lamina spiralis membranacea und der mit ihr in Verbindung stehenden Zellformen. Man unterscheidet an ihr zunächst die Membrana basilaris. Sie ist als eine Fortsetzung des Limbus spiralis und des Periostes der Lamina spiralis ossea aufzufassen. Dazu kommt die tympanale Belegschicht, die ihrerseits eine Fortsetzung des Periostes der Scala tympani darstellt. Sie bekleidet die dieser zugekehrte Fläche der Basilarmembran. Sie stellt eine strukturlose Membran dar, in der sich starre, ganz gerade verlaufende Fasern befinden. Sie ziehen vom Labium tympanicum zum Ligamentum spirale und sind an dem sich dem letzteren zuwendenden Ende dicker. Ferner ist zu bemerken, daß sie entsprechend der größten Breite der Basilarmembran in der Spitzenwindung in dieser am längsten sind. Gegen die Schneckenbasis zu nimmt ihre Länge mehr und mehr ab. Die kürzesten Fasern finden sich in der Basalwindung. Hier ist auch die Membrana basilaris am schmälsten. *Retzius* hat die Anzahl der genannten Fasern auf 24000 berechnet. Wir werden bald erfahren, daß ihnen bei der Vermittlung von Schallempfindungen eine bedeutsame Rolle zuerkannt worden ist.

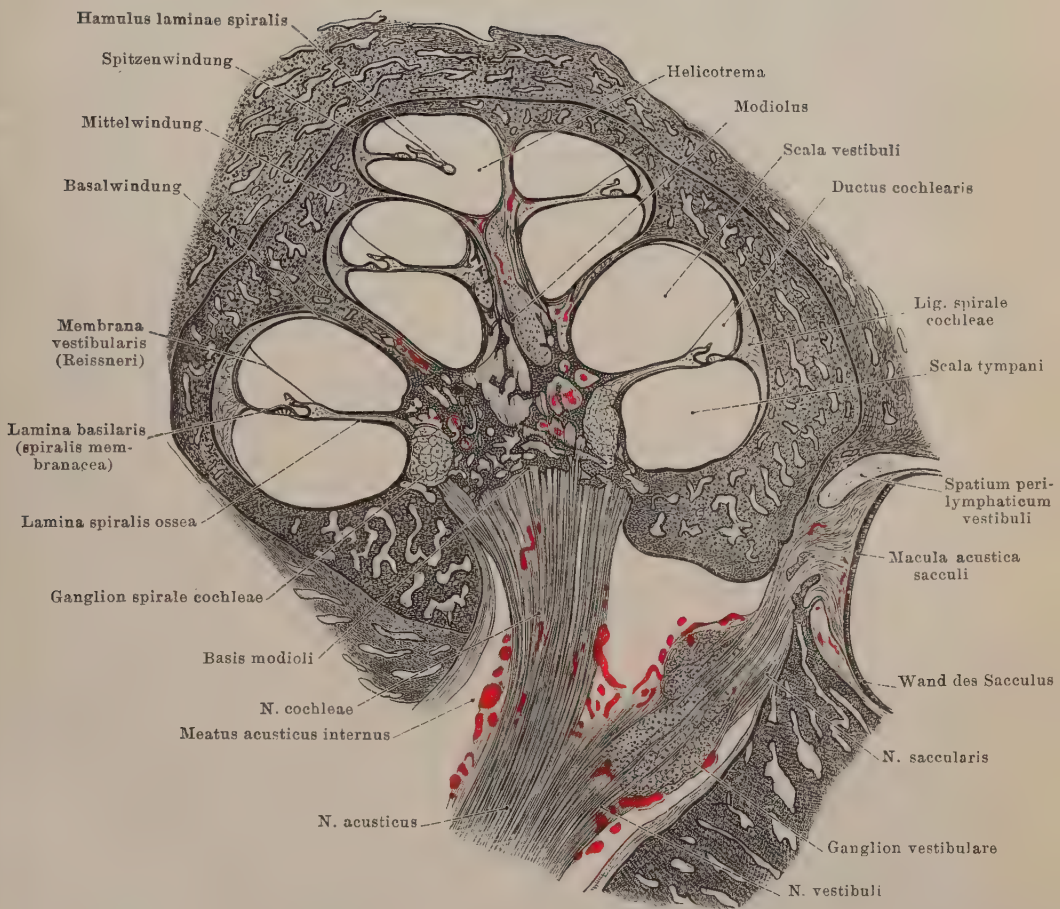
Auf der Basilarmembran befindet sich nach dem Lumen des Ductus cochlearis gerichtet und daher in Beziehung zur Endolymphe stehend Epithel. Es ist auf der an das Ligamentum spirale grenzenden Hälfte der genannten Membran (Zona pectinata) einfach gebaut. Ein außerordentlich kompliziert gebautes Gebilde sitzt dagegen dem Teil der Basilarmembran auf, der der Lamina spiralis ossea benachbart ist. Dieser Anteil der Membran ist Zona tecta genannt worden. Er hat frühzeitig die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt, und das um so mehr, als beobachtet wurde,

daß unmittelbar an bestimmten, an dieser Stelle befindlichen Zellen Nervenfasern ihren Ausgang nehmen. Es war naheliegend diesen Teil des Ductus cochlearis in Beziehung zur Auslösung von Schallempfindungen zu bringen, kurz das hier in mannigfachen Formen auftretende Epithel als Neuroepithel anzusprechen. Wir wären damit zu jener Stelle des Schallsinnesorganes gelangt, die sich mit dem Neuroepithel der Netzhaut vergleichen läßt. Das erwähnte Gebilde hat die Bezeichnung Organon spirale *(Corti)*[1]) erhalten. Betrachten wir zunächst seinen Aufbau in den wesentlichsten Zügen an Hand der Abb. 191, S. 350, u. Taf. XVII [2]). Von all den im *Corti*schen Organ vorhandenen Zellen sind die sog. Pfeilerzellen die widerstandsfähigsten. Sie besitzen in ihrem Inneren zahlreiche glatte Stützfibrillen. Sie sitzen mit einem verbreiterten Anteil auf der Basilarmembran auf. Wie aus Abb. 191 leicht zu erkennen ist, stehen sich zwei solcher Zellen gegenüber. Man hat sie in innere und äußere getrennt. Der innere Pfeiler ist bei uns wenig geneigt. Er ist kürzer als der äußere. Auf einer breiten Fußplatte, die auf der Basilarmembran ruht, erhebt sich der sich verjüngende Zelleib. Er geht in den sog. Kopf über. Dieser zeigt an seiner nach außen gewandten Seite eine Aushöhlung. Der Kopf verlängert sich anschließend an diese zu einer Platte. Diese überragt ihn nach außen und innen. Der äußere Pfeiler ist länger und stärker geneigt als der innere. Von einer breiten Fußplatte aus strebt auch hier ein nach oben schlanker werdender Zelleib empor. Er zieht schräg nach innen und oben. Der „Kopf" der Zelle legt sich in die oben erwähnte Ausbuchtung des Kopfes der inneren Pfeilerzelle. Derjenige der äußeren Pfeilerzelle setzt sich lateralwärts in einen platten Fortsatz (Phalangenfortsatz genannt) fort. Wie die Abb. 191 und Taf. XVII zeigen, schließen die beiden Pfeilerzellen einen dreieckigen Raum (genannt *Corti*scher Tunnel) ein. Seine Höhe und Grundfläche nehmen von der Schneckenbasis bis zu ihrer Spitze beständig zu. Der genannte Raum stellt einen großen Interzellularraum dar. Er ist mit einer weichen Masse ausgefüllt. Der Winkel, den der innere Pfeiler mit der Basilarmembran einschließt, bleibt im ganzen Ductus cochlearis annähernd gleich groß. Der äußere Pfeiler dagegen zeigt nach der Schneckenspitze zu eine immer mehr zunehmende Neigung. *Retzius* schätzt die Anzahl der inneren Pfeiler auf 5600 und die der äußeren auf 3850. Hervorgehoben sei noch, daß in der Verbindung der Köpfe der äußeren und inneren Pfeilerzellen kein Gelenk vorliegt, vielmehr handelt es sich um eine unbewegliche Verknüpfung beider Zellarten.

Nach außen und innen von den Pfeilenzellen, folgen Zellarten von charakteristischem Aussehen. Nach innen von den Innenpfeilern schließt sich eine einfache Reihe von sog. inneren Haarzellen an. Sie besitzen eine abgerundete Basis und sind im übrigen kurzzylindrisch. Sie sitzen

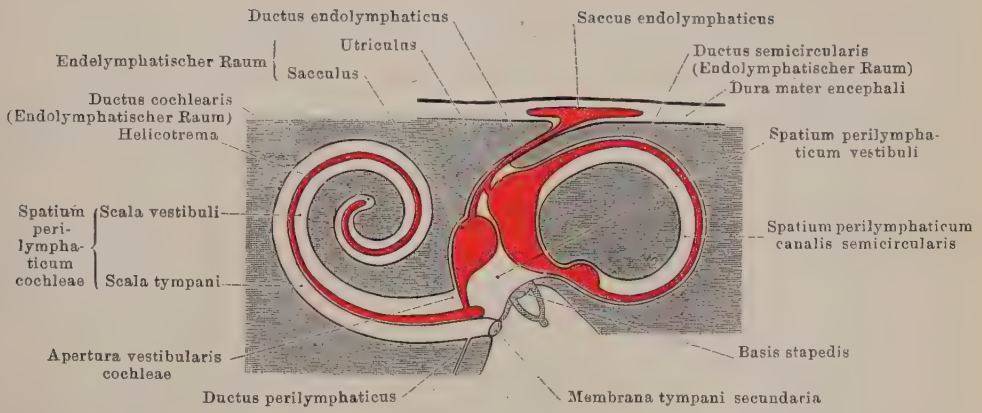
---

[1]) Vgl. die umfangreiche Literatur über den feineren Bau des *Corti*schen Organes bei *W. Kolmer* im Handbuch der Neurologie des Ohres. **1**. l. c. 165 ff. — *Retzius:* Biologische Untersuchungen. l. c. 1881—1914. — *Van der Stricht:* Verhandl. d. anat. Gesellschaft zu Würzburg. 1907. — Vgl. insbesondere *H. Held:* Arch. f. Anat. (und Physiol.). 271 (1891); 435 (1893); 273 (1897); Z. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenkr. **9**. (1924). — *K. Wittmaack:* Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. N. F. **48**. (1918); Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfkr. **7**. 4 (1924). — *W. Kolmer:* Arch. f. mikroskop. Anat. **74**. 259 (1909). — [2]) Nach Tafel XI, Beitrag *W. Kolmer* im Handbuch der Neurologie des Ohres. **1** (herausgegeben von *G. Alexander* und *O. Marburg*), Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien 1924 umgezeichnet.



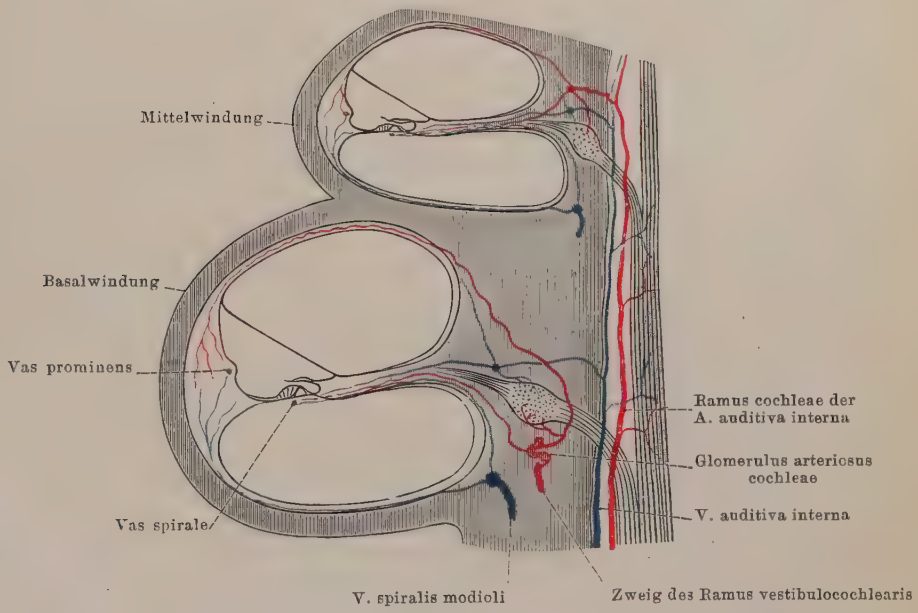
Axialer Schnitt durch die entkalkte Schnecke eines neugeborenen Kindes. Eintritt des N. cochleae. Auf der rechten Seite sind die Nervenendstelle des runden Vorhofsäckchens, der N. saccularis und das Ganglion vestibulare getroffen.

Abb. 1.

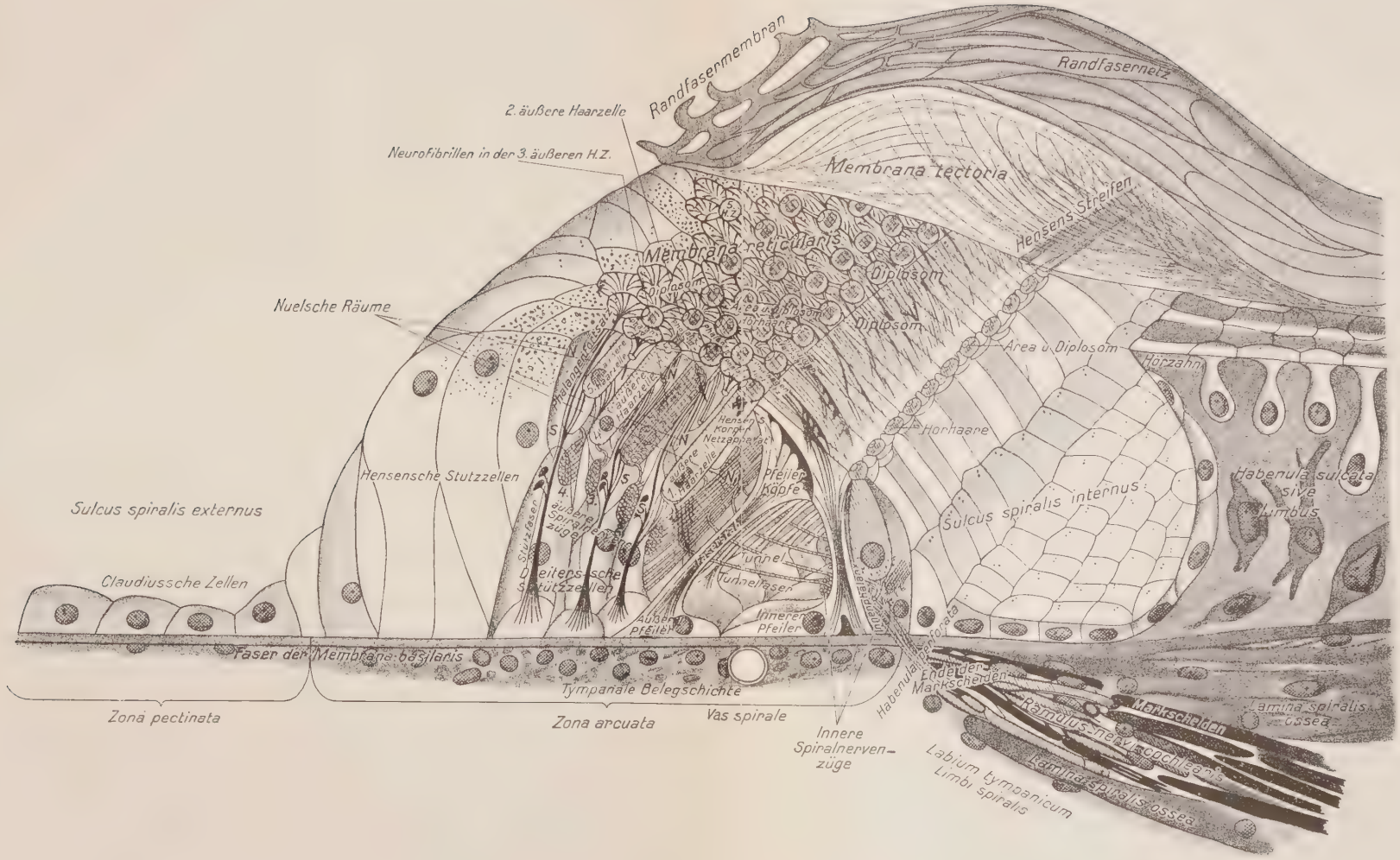


Schema der endolymphatischen (rot) und perilymphatischen (weiß) Räume des Labyrinthes.

Abb. 2.

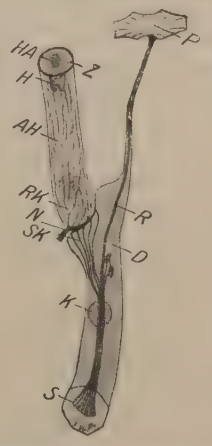


Schema der Blutgefäßverteilung in der Schnecke.


Randfasermembran
Randfasernetz
2. äußere Haarzelle
Neurofibrillen in der 3. äußeren H.Z.
Membrana tectoria
Membrana reticularis
Hensens Streifen
Diplosom
Area u. Diplosom
Nuelsche Räume
Hörzahn
Hörhaare
Hensensche Stutzzellen
Sulcus spiralis externus
Sulcus spiralis internus
Habenula sulcata sive Limbus
Claudiussche Zellen
Deiterssche Stutzzellen
Pfeilerköpfe
Tunnel
Tunnelfaser
Äußerer Pfeiler
Innerer Pfeiler
Faser der Membrana basilaris
Tympanale Belegschicht
Zona pectinata
Zona arcuata
Vas spirale
Innere Spiralnervenzüge
Habenula perforata
Endelden Markscheiden
Markscheiden
Ramulus nervi cochleae
Lamina spiralis ossea
Labium tympanicum Limbi spiralis

der Basilarmembran nicht direkt auf. An der freien Oberfläche befinden sich etwa 40 lange, starre sog. Haare. Auf die genannten Zellen folgt nach innen das kubische Epithel des Sulcus spiralis. An die äußeren Pfeilerzellen schließen sich nach außen die äußeren Haarzellen an, und zwar bilden sie mehrere — gewöhnlich vier — Reihen. Zwischen diese Zellart sind die sog. *Deiters*schen Zellen eingefügt (vgl. Abb. 192)[1]). Es sind dies langgestreckte Zellen. Sie sitzen mit einem rundlichen, jedoch unregelmäßigen basalen Teil auf der Schicht der Basilarfasern auf. Sie enthalten ein System von Stützfibrillen, aus denen zur Sicherung des unteren Anteils der äußeren Haarzellen kelch- und korbartige Bildungen hervorgehen (nach *Held* Stützkelche genannt). An ihrem oberen Ende findet sich ein kutikularer Aufsatz in Gestalt einer Fingerphalanx. Zwischen diese Fortsätze sind die Haarzellen eingelagert, und zwar stehen sie mit ihnen in engster Verbindung. Die *Deiters*schen Zellen werden als Stützzellen aufgefaßt. Sie haben einen ähnlichen Bau, wie die Pfeilerzellen. Die genannten Phalangen stehen untereinander in Zusammenhang und bilden gemeinsam die Membrana reticularis (vgl. hierzu Tafel XVII). Die äußeren Haarzellen besitzen auf der freien Oberfläche Härchen. Diese sind um etwa ein Drittel kürzer als diejenigen der inneren Haarzellen. Sie sind ferner durch den Besitz eines dunklen, in der oberen Hälfte der Zelle gelegenen Körpers (genannt *Hensen*scher Spiralkörper) ausgezeichnet. Auch sie reichen nicht bis zur Basilarmembran herab, vielmehr füllen sie nur die obere Hälfte der zwischen den *Deiters*schen Zellen gelegenen Räume aus. Die zwischen den erwähnten Zellen befindlichen Räume hängen untereinander zusammen und bilden den sog. *Nuel*schen Raum. Er steht mit dem von den Pfeilerzellen umschlossenen Tunnel in Verbindung. Die Zahl der inneren Haarzellen wird auf etwa 3500, die der äußeren auf etwa 20000 geschätzt.

Abb. 192.



Halbschematische Darstellung einer *Deiters*schen Stützzelle und einer äußeren Haarzelle (nach *Schaffer*). *AH* = äußere Hörzelle. *D* = *Deiters*sche Stützzelle. *H* = *Hensen*scher Körper. *HA* = Hörhaare.

Nach außen von der äußersten Reihe der *Deiters*schen Zellen folgen die sog. *Hensen*schen Zellen. Sie bestehen aus langgestreckten Zylindern. Sie gehen unter mehr und mehr abnehmender Höhe in das übrige Epithel des Ductus cochlearis über. Man nennt diese letzteren Zellen, soweit sie die Membrana basilaris bedecken, auch *Claudius*sche Zellen. Diese sowohl als auch die *Hensen*schen besitzen einen starren Faden.

Von ganz besonderem Interesse ist die das *Corti*sche Organ überlagernde Membrana tectoria. Sie besteht aus welligen Zügen von Fibrillen. Diese sind in eine gallertige Masse eingelagert. Die oberste Schicht setzt sich aus netzartigen Fasern zusammen. Die Membrana tectoria

[1]) Entnommen: *A. Eckart-Möbius* im Handbuch der speziellen pathol. Anat. u. Histologie (herausgegeb. von *Henke* u. *Lubarsch*). 12. 81. J. Springer, Berlin 1926.

beginnt an ihrer Ansatzstelle an der Membrana vestibularis als dünne Membran. Sie verdickt sich rasch und bildet über dem Organon spirale schwebend ein bis zur äußersten Reihe der Haarzellen reichendes Dach. Die Härchen der genannten Zellen stehen in unmittelbarer Nachbarschaft zu der genannten Membran. Eine direkte Berührung oder gar Verbindung mit ihr ist nach neueren Beobachtungen nicht vorhanden.

Es sei gleich hier hervorgehoben, daß allgemein die Haarzellen als das eigentliche Sinnesepithel angesehen werden, und zwar wird angenommen, daß Stellungsänderungen der Härchen es sind, die die Reizauslösung bewirken. Jene sollen durch Erschütterungen der Endolymphe herbeigeführt werden, die die Folge der Übertragung von Schallwellen auf die Peri- und Endolymphe sind. Wir kommen auf diesen Punkt noch eingehender zurück. Uns interessiert, nachdem wir jenen Apparat kennen gelernt haben, der ohne jeden Zweifel in irgend einer Art der Reizaufnahme dient, jene Einrichtung, mit Hilfe derer die entstandene Erregung zentralwärts geleitet wird. Unter den Haarzellen beginnt eine Nervenbahn. Folgen wir ihr [vgl. hierzu Abb. 191, S. 350, u. Taf. XV und XVI, Abb. 2[1])], die letztere zeigt zugleich die Blutversorgung des Schneckenapparates]. Unter den äußeren und inneren Haarzellen bilden markscheidenlose Nervenfasern einen dichten Plexus. Zu ihm verlaufen Fasern, die in unmittelbarer Nähe der Basis der genannten Zellen ihren Ursprung nehmen. Von dem genannten Plexus aus, lassen sich die Nervenbahnen bis zu den S. 351 genannten Löchern im Labium tympanicum verfolgen. Es lassen sich bis zu dieser Stelle zwei Stränge von Nervenbündeln unterscheiden. Das eine kommt von den inneren Haarzellen her, das andere von den äußeren. Das letztere durchsetzt den Tunnelraum. Nachdem die Nervenfasern jene Öffnungen passiert haben, verlaufen sie in Kanälen zwischen den beiden Blättern der Lamina spiralis ossea nach dem Spiralkanal. Dieser Teil der peripheren Hörbahn weist eine Markscheide auf. Innerhalb des genannten Kanals bilden die Nervenfasern wiederum einen dichten Plexus (Spiralplexus). Die aus ihm austretenden Bahnen stehen in Verbindung mit Ganglienzellen, die zusammen das Ganglion spirale bilden. Sie stellen bipolare Zellen dar. Es tritt an der der Eintrittsstelle der eben geschilderten Bahn gegenüberliegende Stelle der Ganglienzelle eine Nervenfaser aus, die ihrerseits den Canalis spiralis verläßt, um zentralwärts nach der Medulla oblongata zu ziehen. Sie stellt mit entsprechenden Fasern zusammen das Gebiet des Nervus cochlearis dar. Von besonderer Bedeutung ist, daß innerhalb des erwähnten Spiralplexus Nervenbahnen in Erscheinung treten, die fortlaufend Kollateralen vom *Corti*schen Organ empfangen. Diese Einrichtung bedeutet ohne Zweifel eine Verknüpfung verschiedener Höhen des Ductus cochlearis miteinander, d. h. die einzelne Ganglienzelle erhält von verschiedenen Teilen des *Corti*schen Organes Erregungen zugeleitet.

Der Nervus cochlearis tritt in der Medulla oblongata zu zwei Kerngebieten in Beziehung, nämlich zum Tuberculum acusticum, auch dorsaler Cochleariskern genannt[2]), und zum ventralen Acusticuskern = ventraler Cochleariskern. Der letztere stellt den Hauptkern

---

[1]) Entnommen: *Toldt-Hochstetter:* l. c. — [2]) Vgl. hierzu *Otto Marburg* in *Alexander* u. *Marburg:* Neurol. des Obres. l. c. 241.

dar[1]). Er weist im kaudalen Teil zwei gut unterscheidbare Zellgruppen auf, wovon die eine lateral und die andere medial liegt. Die erstere weist relativ kleine, spindelförmige Zellen und viel Glia auf, während die letztere weniger Gliazellen und größere Nervenzellen besitzt. Der dorsale Cochleariskern ist bei uns weniger entwickelt als bei Tieren[2]). Der Nervus cochlearis schlingt sich lateral um das Corpus restiforme herum, um zum ventral gelegenen Cochleariskern zu gelangen. Seine Fasern teilen sich dann in ein aufsteigendes und in ein absteigendes Bündel[3]). Die im letzteren zusammengefaßten Bahnen geben Kollateralen ab. Ferner werden Endbäumchen gebildet. Die Fasern der aufsteigenden, kürzeren Bahn bilden eigenartige Endauftreibungen, die wie Kelche an Ganglienzellen herantreten[4]). Jede davon steht mit 2—3 Fasern in Beziehung.

In der beschriebenen Bahn — beginnend an den Haarzellen des *Corti*schen Organes und bis zu dem ventralen und dorsalen Cochleariskern verlaufend — haben wir die primäre oder periphere Hörbahn vor uns. Fraglich ist es, ob sie außer den genannten Beziehungen noch solche zu jenen Kernen unterhält, die als obere Olive, akzessorische Olive, Nucleus trapezoides, lateraler Schleifenkern usw. bezeichnet worden sind, und die in der Tierreihe bis hinauf zum Menschen eine auffallend verschiedene Ausbildung aufweisen. Begeben wir uns nun zur Schilderung der sekundären Hörbahn. Sie beginnt im Gebiet der genannten Cochleariskerne. Vom ventralen Cochleariskern verlaufen Fasern medianwärts und bilden das Corpus trapezoides. Es beginnt mit jenem Kern und zeigt seine Hauptentwicklung mit dem Beginn der Brücke. Zwischen den zahlreichen, eigenartig verlaufenden Fasern des Corpus trapezoides sind Zellen eingelagert. Aus dem dorsalen Cochleariskern entwickeln sich auch Faserbündel, die ebenfalls medianwärts verlaufen. Sie sind Striae acusticae, besser cochleares, genannt worden. Sie nehmen auch an der Bildung des Corpus trapezoides teil[5]). Die vom ventralen Cochleariskern ausgehenden Fasern ziehen durch die Haube gegen die Olive der gleichen und der anderen Seite. An den Zellen dieser Bildung endigen jene Bahnen größtenteils. Auch die von dem dorsalen Cochleariskern ausgehenden Fasern unterhalten Beziehungen zu Zellen der Olive,

[1]) Vgl. *A. Forel:* Archiv für Psychiatrie. **7**. 393 (1877); Neurolog. Zbl. **3**. 101 (1885); **6**. **31** (1887). — *Br. Onufrowitsch:* Arch. f. Psychiatr. **16**. 711 (1885). — *v. Bechterew:* Neurol. Zbl. **6**. 193 (1887); vgl. auch Die Leitungsbahnen von Gehirn und Rückenmark. 2. Aufl. Leipzig 1899. — *Ramón y Cajal:* Histologie du système nerveux. Maloine. Paris 1909. — *G. Fuse:* Neurol. Zbl. **30**. 912 (1911); **31**. 463 (1912); Arbeiten aus d. hirnanat. Institut, Zürich. **7**. 1 (1913); **8**. 213 (1914); **10**. 59 (1916). — Weitere Literaturangaben siehe bei *Otto Marburg:* Handbuch der Neurol. des Ohres. l. c. 326 ff. — [2]) Über weitere, verschieden benannte Kerne, die in der Nähe der Cochleariskerne liegen und mit ihnen in Beziehung gebracht worden sind, vgl. u. a. *Ch. R. Essick:* Americ. j. of anat. **7**. 119 (1907); **13**. 2 (1912); Anat. record. **3**. 254 (1909). — *Th. Ziehen:* Nervensystem im Handbuch der Anat. d. Menschen (herausgeg. von *K. v. Bardeleben*). G. Fischer, Jena 1899; 1913. — *M. Kaplan:* Arbeiten aus dem Wiener neurol. Instit. **20**. 375 (1913). — Vgl. auch *L. Jacobsohn:* Über die Kerne des menschlichen Hirnstammes. Reimer, Berlin 1909. — [3]) Vgl. hierzu *Ramon y Cajal:* l. c. — *A. Kölliker:* Z. f. wissensch. Zool. **49**. 663 (1890). — *H. Held:* A. f. (Anat. u.) Physiol. 435 (1893); 273 (1897). — [4]) *G. Tricomi-Allegra:* Névraxe. **6**. 155 (1904); **7**. 227 (1905). — [5]) Vgl. *C. v. Monakow:* A. f. Psychiatrie. **14**. 1 (1883); **22**. 1 (1891). — *B. Baginsky: Virchows* Arch. **105**. 28 (1886); **119**. 81 (1890). — *H. Held:* Abhandl. d. math.-physik. Kl. d. sächs. Ges. d. Wissensch. Hirzel, Leipzig. 201 (1893). — *Th. Ziehen:* l. c.

sei es direkt oder vermittels Kollateralen. Nach *O. Marburg*[1]) enthält das Corpus trapezoides in relativ geringem Ausmaße direkte Wurzelfasern des N. cochlearis, und zwar von der Gegenseite herkommende Bahnen. Ihr Vorkommen ist für den Menschen nicht ganz sichergestellt. Ferner sind, wie schon erwähnt, Faserzüge an seinem Aufbau beteiligt, die vom ventralen Cochleariskern stammen. Sie lassen sich nach *Th. Ziehen*[2]) in drei Anteile sondern: Tractus trapezoidalis ventralis, intermedius und dorsalis. Auch diese Bahnen enden auf der gleichen und gegenüberliegenden Seite. Interessanterweise findet bei der Kreuzung der Raphe eine Umlagerung der Bahnen statt, so daß die im Corpus trapezoides ventralen Bahnen auf der anderen Seite dorsal verlaufen[3]). Die Hauptmasse der dorsalen und intermediären Fasern endet an Kernen des Olivengebietes. Die ventralen Bahnen geben Kollateralen an diese ab und enden in Kerngebieten der lateralen Schleife. Zwischen den Oliven beider Seiten bestehen Verbindungen, und ebenso finden sich Bahnen, welche die beiden ventralen Cochleariskerne miteinander verknüpfen. Erwähnt sei in diesem Zusammenhang, daß mannigfache Beziehungen des Cochlearisgebietes zu verschiedenen Kerngebieten, wie z. B. zum N. abducens, N. facialis usw. angenommen worden sind, und zwar sollen diese Reflexvorgänge vermitteln, bei denen der Hörnerv die sensible Bahn bildet. Es ist jedoch nicht gelungen, alle diese Vorstellungen durch eindeutige anatomische Befunde zu belegen. Über Beziehungen zu Augenmuskelkerngebieten vgl. Abb. 193. S. 358. Es sei nicht verschwiegen, daß die Beziehungen der von den Cochleariskernen ausgehenden Nervenfasern zu den einzelnen Kerngebieten der Gegend des Trapezkörpers und der Olive und darüber hinaus durchaus noch nicht ganz klargelegt sind. Es gilt dies vor allem von den als Striae acusticae bezeichneten Bahnen. Vielleicht ist auf das Vorhandensein von Verknüpfungen der Hörbahn mit Kerngebieten, die mit bestimmten Nerven in Zusammenhang stehen, die Beobachtung zurückzuführen, wonach selbst bei Affen[4]) nach vollständiger Exstirpation der Großhirnhemisphären akustische Reize noch Erfolge zeitigten. So wurden Ohrmuschel-, Lid- und Augenbewegungen, Zusammenzucken beobachtet, und zwar genügt bei Katzen und Meerschweinchen das Rhombencephalon[5]). In dieser Hinsicht sind Beobachtungen der folgenden Art[6]) besonders bedeutungsvoll. Es wurden Hunde dressiert, und zwar in der Art, daß sie nur bei einem ganz bestimmten Ton nach vor ihnen liegenden Fleischstückchen schnappten, bei allen andern nicht. Nachdem diesen Tieren beide Schläfenlappen (vgl. hierzu S. 357) in größter Ausdehnung entfernt worden waren, verblieb die Reaktion auf den bestimmten Ton.

Aus der gegebenen Darstellung erhellt, daß das Wurzelgebiet der sekundären Hörbahn ein kompliziertes ist[7]). Außer den erwähnten primären Endstätten des Nervus cochlearis (dorsaler und ventraler

[1]) *O. Marburg:* Handbuch der Neurologie d. Ohres. 1. c. 253. — [2]) *Th. Ziehen:* Mikroskop. Anat. d. Gehirns. 1. Teil. 162. G. Fischer, Jena 1913. — [3]) *Stieda:* Dorpater mediz. Zeitg. 2. 1871. — *A. van Gehuchten:* Névraxe. 6. 19 (1904). — *M. Lewandowski:* Untersuchungen über die Leitungsbahnen des Truncus cerebri. G. Fischer, Jena 1904. — [4]) Vgl. *J. Karplus* und *A. Kreidl:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 155 (1914). — *A. Forbes* und *C. S. Sherrington:* Americ. j. of physiol. **35**. 367 (1913). — *Kryschanowsky:* Inn.-Diss. St. Petersburg 1911. — [5]) *T. Kakeshita* und *E. A. Spiegel: Pflügers* Arch. **213** (1926). — [6]) *O. Kalischer:* Sitzgsber. d. Preuß. Akad. d. Wiss. 21. Februar 1907; Verhandl. d. physiol. Gesellsch. zu Berlin. Zbl. f. Physiol. 783 (1912). — [7]) Man kann sogar zweifelhaft darüber sein, ob nicht zum Teil bereits eine tertiäre Hörbahn vorliegt.

Cochleariskern) sind als ihre Wurzelgebiete der Trapezkern, die Kerne der beiden Oliven und ferner der laterale Schleifenkern aufzufassen. Die von diesen Stellen ausgehenden Bahnen verlaufen in einem Faserbündel weiter, das Lemniscus lateralis, laterale Schleife, genannt worden ist. Außer Nervenbahnen aus den genannten Gebieten kommen noch die dorsalen Striae acusticae bzw. cochleares, die vom dorsalen Cochleariskern ausgehen, hinzu. Die laterale Schleife führt auf beiden Seiten gekreuzte und gleichseitige Bahnen. Erwähnt sei, daß möglicherweise auch zentrifugale Bahnen in ihr enthalten sind. In ihrem Verlaufe rückt die Schleifenbahn mehr und mehr an den lateralen Rand der Brücke. Hier finden sich in sie eingelagert Ganglienzellen. Die Bahnen der lateralen Schleife verlaufen zu den Corpora quadrigemina posteriora. Hier finden sich zahlreiche verschiedenartige Ganglienzellen. Weiterhin tritt die Hörbahn durch den hinteren Vierhügelarm zu Ganglienzellen des Ganglion geniculatum mediale in Beziehung. Von hier aus zieht die zentrale Hörbahn[1]) — die Hörstrahlung — nach der Hirnrinde, und zwar kommt als akustisches Rindenzentrum nur die in der Fossa Sylvii verborgen gelegene vordere Querwindung des Schläfenlappens in Betracht[2]). Vgl. hierzu Taf. XVIII, Abb. 1[3]), und Abb. 193, S. 358[4]). In der letzteren sind Beziehungen der Hörbahn zu Kerngebieten anderer Leitungsbahnen zu sehen.

Das erwähnte Rindenzentrum stellt das akustische Empfindungszentrum dar[5]). Die Hörstrahlung erreicht die Querwindung in großem Bogen von vorne und unten. Nur ihr allermedialster Abschnitt verläuft in der Markleiste längs der Querwindung[2]). Die Hörstrahlung ist zwischen Seh- und Taststrahlung eingelagert, und zwar liegt ihre dorsale Faserbegrenzung der letzteren an. Die ventrale Begrenzung ist der Sehbahn benachbart. Die vordere Querwindung des Schläfenlappens zeigt ihrer ganzen Ausbildung und auch ihrem Verlauf nach individuelle Unterschiede. In Abb. 194, S. 359[6]) ist die Gegend des kortikalen Hörzentrums schraffiert eingezeichnet. Es handelt sich in Abb. 194 um das Gehirn des schon in frühester Jugend als musikalisches Wunderkind berühmt gewordenen Musikers Sökeland. Dargestellt ist die linke Hemisphäre. Die Insel und die vordere Querwindung sind durch Entfernung der sie verdeckenden Rindenteile (Operculum) freigelegt. Jenes Rindengebiet, das als kortikales Hör-

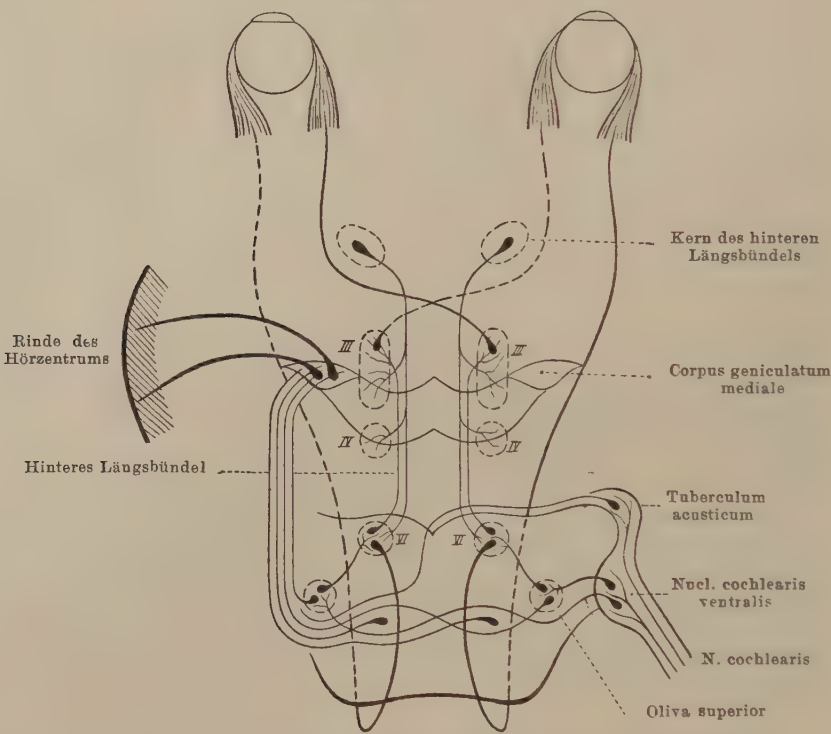
---

[1]) Vgl. Literatur zu diesem wichtigen Probleme bei *Th. Zacher:* Arch. f. Psychiatrie. **22.** 654 (1891). — *F. Quensel:* Monatsh. f. Psych. u. Neurol. **20.** 36, 353 (1906); Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **35.** 25 (1908). — *M. Probst:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Wien. **115** (1906). — *R. Neurath:* Arbeiten aus d. Wiener neurol. Institute. **17.** 72 (1909). — *Niessl v. Mayendorf:* Die aphasischen Symptome und ihre kortikale Lokalisation. Leipzig 1911. — *R. A. Pfeifer:* l. c. — *O. Marburg:* l. c. — [2]) Vgl. hierzu *Richard Arwed Pfeifer:* Myelogenetisch-anatomische Untersuchungen über das kortikale Ende der Hörleitung. B. G. Teubner, Leipzig 1920. — [3]) Entnommen: *Hugo Liepmann* und *F. Kramer* in *Hans Curschmann* und *Franz Kramer:* Lehrbuch der Nervenkrankheiten. 2. Aufl., 383. J. Springer, Berlin 1925. — [4]) Entnommen: *Emil Villiger:* Gehirn und Rückenmark. 8.—10. Aufl. W. Engelmann, Leipzig 1922. — [5]) *P. Flechsig:* Ber. d. math.-physik. Kl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. zu Leipzig. **59** (1907); Neurol. Zb. 2, 50 (1908). — *C. v. Monakow:* Die Lokalisation im Großhirn und der Abbau der Funktion durch kortikale Herde. Wiesbaden 1914. — *S. E. Henschen:* J. f. Psychol. u. Neurol. **22.** Ergänzungsheft. 3. 319 (1918). — *R. A. Pfeifer:* Myelogenetisch-anatomische Untersuchungen über das kortikale Ende der Hörleitung. B. G. Teubner, Leipzig 1920. — *J. Nagino:* Schweiz. Arch. f. Neurol. u. Psychiatrie. **17.** Heft 2 (1926). — [6]) Entnommen: *R. A. Pfeifer:* l. c. Tafel II.

zentrum anzusprechen ist, ist in seinem Bau durch die große Zahl an granulären Zellen ausgezeichnet [1]).

Das eben erwähnte Schallempfindungszentrum ist auch bei Tieren festgestellt worden. *Hermann Munk* [2]) vermochte es beim Hund im Schläfenlappen zu lokalisieren. Er erkannte ferner, daß es neben einer Ausschaltung des Hörvermögens nach Wegnahme bestimmter Rindenteile noch eine andere Störung gibt, nämlich vorhandene Schallempfindung ohne die Möglichkeit, sie zu verwerten. *Munk* sprach von Seelentaub-

Abb. 193.



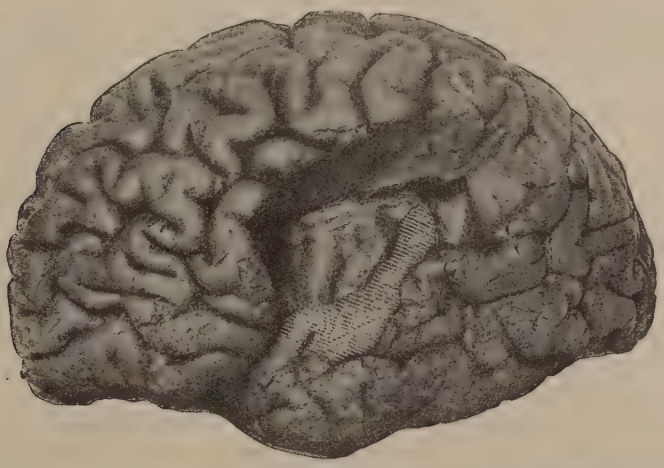
Verlauf der Hörbahn. Verbindung der Oliva superior mit dem Kern des N. abducens (VI) und weiterhin durch das hintere Längsbündel mit den übrigen Kernen der Augenmuskelnerven (III und IV).

heit. Es sind die Erinnerungsbilder der Schallempfindung verloren gegangen. Wir erkennen ohne weiteres die Analogie zu dem, was wir Seite 224 bei der Besprechung des Empfindungs- und Erinnerungs-

[1]) Vgl. hierzu *A. W. Campbell:* Histological studies on the localisation of cerebral function. Cambridge 1905. — *K. Brodmann:* Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde. 2. Aufl. Ambrosius Barth, Leipzig 1925. — *O. Marburg:* Handbuch, l. c. 267 ff. — [2]) *Hermann Munk:* Über die Funktionen der Großhirnrinde. 2. Aufl. Berlin 1890; Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. **34** (1883); **7** und **8** (1886); **31** (1889). — *F. Goltz: Pflügers* Arch. **51**. 570 (1892). — *D. Ferrier:* Vorlesungen über Hirnlokalisation. Deutsch von *M. Weiss,* Leipzig und Wien 1892. — Vgl. auch *B. Baginsky:* Sitzgsber. d. preuß. Akad. der Wissensch. zu Berlin. **12** (1886); **32** (1889). — *A. Wallenberg:* Anat. Anzeiger. **14**. 353 (1898); **17**. 102 (1900).

zentrums für das Sehen dargelegt haben. Es bestehen überhaupt weitgehende Übereinstimmungen beim optischen und akustischen Sinnesorgan und den mit beiden verknüpften, Erregungen zentralwärts leitenden Bahnen, sowie den zentralen Einrichtungen. Beim Sehorgan lernten wir das periphere Sinnesorgan mit seinen Hilfsapparaten kennen, ferner die Sehbahn. Wir erfuhren, daß diese im Corpus geniculatum externum unterbrochen ist. Wir folgten ihr dann von da aus bis zur Area striata des Hinterhauptlappens. Wir lernten Beziehungen von einem Rindenzentrum zum anderen kennen und erfuhren ferner, daß es ein kortikales Zentrum gibt, in dem optische Wahrnehmungen niedergelegt werden. Funktioniert dieses nicht, dann besteht zwar Sehen, jedoch kann mit der einzelnen Lichtempfindung keine Vorstellung verknüpft werden. Es besteht Seelenblindheit. Wir haben weiterhin Beziehungen des optischen Wahrnehmungs-

Abb. 194.



Gehirn des Musikers Sökeland, 27 Jahre alt.
Linke Hemisphäre. Typus der steilabfallenden Querwindung (schraffiert) sehr groß, langgestreckt, spitzwinklig zur Längsausdehnung der ersten Temporalwindung verlaufend. Einmündungsstelle der Querwindung in die äußere Konvexität der Temporalwindung dicht am Schläfenpol. Ungewöhnlich großes Planum temporale (*Wernicke*sche Stelle). Hinter der Querwindung eine typische *Heschl*sche Furche.

zentrums zu motorischen Bahnen kennen gelernt und gesehen, daß durch solche Augenbewegungen ausgelöst werden. Weiterhin erfuhren wir, daß auch akustische Reize solche bewirken können. Somit muß eine Beziehung zwischen der Hörbahn und dem zugehörigen Rindenblickzentrum vorhanden sein. Es steht nicht fest, ob die in Frage kommende Reflexbahn von dem akustischen Rindenzentrum ausgeht oder, ob schon vorher eine entsprechende Verbindung (z. B. vom Corpus geniculatum mediale aus) vorhanden ist. Unser Interesse fesselt ferner in hohem Grade der Befund, daß vom optischen Wahrnehmungszentrum und sehr wahrscheinlich auch vom primären Optikuszentrum im Corpus geniculatum laterale aus in der Netzhaut sich vollziehende Vorgänge beeinflußbar sind, d. h. es werden Netzhautelemente in bestimmter Weise eingestellt (Adaptationsvorgang). Es ist naheliegend, die Frage aufzuwerfen, ob nicht auch von Zentren, die mit der Hörbahn in Beziehung stehen, Einwirkungen auf die Hörzellen

bzw. allgemein auf das *Corti*sche Organ stattfinden. Leider wissen wir hierüber nichts. Man wird jedoch dieser Möglichkeit seine Aufmerksamkeit zuwenden müssen.

Wir haben beim Sehorgan ganz bestimmte Beziehungen in der Anordnung des Sinnesepithels in der Netzhaut zu derjeniger jener Zellen kennen gelernt, die sich in der Area striata in bestimmten ihrer Schichten befinden, und welche die von den ersteren ausgehenden Erregungen übernehmen und hierauf eine entsprechende Umwandlung des jenen zugrunde liegenden energetischen Vorganges bewirken. Wir sprachen von einer peripheren und zentralen Netzhaut — von peripheren und zentralen Deckstellen. Es lockt uns, auch beim Hörapparat an ähnliche Beziehungen zwischen peripheren und zentralen Vorgängen zu denken, jedoch fehlen uns zur Zeit fast alle Anhaltspunkte für die Annahme einer Projektion der Anordnung der Anteile des *Corti*schen Organes bzw. der Hörzellen in das kortikale Hörzentrum[1]). Immerhin ist wiederholt darauf hingewiesen worden, daß die hohen und tiefen Töne nicht an der gleichen Stelle des genannten Zentrums zur Wahrnehmung kommen. Wir gehen mit Absicht nicht auf Einzelheiten ein, weil die Lokalisation der Rindenzentra, die mit der Hörbahn direkt oder indirekt verknüpft sind, noch in manchen Einzelheiten umstritten ist. Erwähnt sei nur, daß nach *Pfeifer*[2]) in der erwähnten temporalen Querwindung die Wahrnehmung der hohen Töne in der Tiefe der Fossa Sylvii und diejenige der tiefen fortlaufend nach der äußeren Konvexität der ersten Temporalwindung zu lokalisieren ist.

Endlich wollen wir noch daran erinnern, daß das Sehorgan nicht nur bestimmte Empfindungen auslöst und damit bestimmte Wahrnehmungen vermittelt, die verknüpft mit Erinnerungsbildern bestimmte Vorstellungen wachrufen, vielmehr ergeben sich darüber hinaus ungezählte Beziehungen zu Bewußtseinsinhalten, die durch andere Sinnespforten in unser Gehirn eingezogen sind. Es ergeben sich Assoziationen aller Art. Wir müssen uns beim Schallsinn nach gleichen Vorgängen umsehen. Zunächst sei bemerkt, daß einseitige Unterbrechung der Hörbahn nach erfolgter teilweiser Kreuzung der Bahn (Gebiet der oberen Olive) nur zu Schwerhörigkeit, jedoch nicht zur völligen Taubheit führen kann, während doppelseitige, völlige Unterbrechungen der ganzen Hörbahn, angefangen vom Perzeptionsapparat in der Schnecke bis zum kortikalen Empfindungszentrum und Ausfall von dessen Funktion jedes Hörvermögen ausschließt. Dabei kann das Erinnerungsvermögen an Gehörtes vollkommen erhalten sein. Außerdem sind Fälle beobachtet, bei denen das Hörvermögen als solches unverändert war, die betreffenden Personen vermochten jedoch mit den Schallempfindungen nichts anzufangen. Es fehlt in solchen Fällen die Erinnerung. Die gehörten Worte werden gewissermaßen zum erstenmal vernommen. Es kann mit ihnen keinerlei Vorstellung verknüpft werden. Es ist aber auch nicht möglich, von neuem Erfahrung zu sammeln, vielmehr ist jede Schallempfindung in jedem Augenblick etwas unvermittelt Neues. Wohl kann mittels des Lichtsinnes eine

[1]) Vgl. hierzu *S. E. Henschen:* Journ. f. Psychol. u. Neurol. **22**. Erg. 3. 455 (1918) — [2]) *R. A. Pfeifer:* Monatschr. f. Psychiatrie u. Neurol. **50**. 7, 99 (1921). — Vgl. auch *W. v. Bechterew:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 391 (1899). — *W. Lawrinow: Pflüger*s Arch. **76**. 608 (1899). — *A. Pick:* Monatsschr. f. Psychiatr. u. Neurol. **51**. 314 (1922). — *H. Marcus:* Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatr. **81**. 625 (1923). — *F. Quensel* und *R. A. Pfeifer:* Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **77**. 156 (1923).

Person erkannt werden, jedoch nicht, wenn dieser ausgeschlossen ist, und die zu gnostizierende Person die erkrankte anredet. Ihre vorher dieser wohl vertraute Stimme erweckt jetzt kein Echo! Ein musikalisches Instrument kann beim Anblick erkannt werden, jedoch nicht beim Erklingen von Tönen und Klängen usw. Es fehlt die Möglichkeit des Erkennens mittels des Hörapparates. Bei uns wird das akustische Erinnerungsfeld in die Rinde des ersten Schläfenlappens lokalisiert, und zwar werden die Erinnerungsbilder der gesprochenen Worte (Wortklangbilder) im hinteren Drittel der linken (beim Rechtshänder!) ersten Schläfenwindung festgehalten, während jenes Rindenfeld, das der Aufnahme musikalischer Erinnerungsbilder dient, etwas weiter nach vorne liegt. Über die Abgrenzung der beiden Erinnerungsfelder herrscht übrigens keine Einigkeit. Vielfach werden Anteile der zweiten Schläfenwindung mit einbezogen. Es bedarf noch weiterer klinischer Beobachtungen, verknüpft mit sorgfältigen anatomischen Untersuchungen, um ein abschließendes Urteil über die Genauigkeit der Lokalisationen geben zu können. Es ist begreiflich, daß Meinungsverschiedenheiten herrschen, ist es doch unmöglich den Beweis zu führen, daß Veränderungen, die eine bestimmte Stelle der Hirnrinde betroffen haben, im ganzen Umfang erforderlich waren, um bestimmte Ausfallserscheinungen hervorzurufen oder aber, ob Rindenanteile zerstört sind, die mit diesen in gar keinem Zusammenhang stehen. Ferner wird man immer scharf aufpassen müssen, ob nicht Leitungsbahnen mit betroffen sind. Je kleiner der Herd und um je größer die Ausfallserscheinungen dabei sind, um so mehr wird man hoffen dürfen, das in Frage kommende Zentrum umgrenzt zu finden[1]). Man wird weiterhin an individuelle Unterschiede in der Ausdehnung namentlich auch der Erinnerungszentren denken müssen.

Man hat von einem sensorischen Sprachzentrum und einem sensorischen Musikzentrum gesprochen. Das erstere ist auch als *Wernicke*sches Zentrum[2]) bezeichnet worden. Zu dieser Trennung der Erinnerungszentren für gehörte Worte und für musikalische Töne und Klänge ist man durch klinische Beobachtungen gekommen. Man kennt Fälle, bei denen Worttaubheit vorhanden war und gleichzeitig musikalische Wahrnehmungen Erinnerungen wachriefen. Umgekehrt ist Musiktaubheit, Amusie, beobachtet worden, ohne daß die Wortklangbilder ausgelöscht waren[3]).

Es sei an dieser Stelle hervorgehoben, daß nicht nur von jedem *Corti*schen Organ aus Erregungen nach beiden akustischen Rindenzentren gesandt werden können, und zwar infolge von teilweiser Kreuzung von Anteilen der Hörbahn in der Medulla oblongata, vielmehr finden sich immer mehr Anhaltspunkte dafür, daß, entsprechend der Einrichtung beim optischen Empfindungszentrum, auch hier Nervenbahnen von einem Rindenzentrum zum andern ziehen, und zwar durch den Balken. Fasern des Balkensystems konnten nicht nur morphologisch in ihrer Beziehung zu den genannten Zentren nachgewiesen werden[4]), vielmehr sprechen auch

---

[1]) Vgl. z. B. *Hans Berger:* Monatsschrift für Psychiatrie. **29**. 439 (1911). — [2]) *C. Wernicke:* Der aphasische Symptomenkomplex. Breslau 1874; vgl. auch Deutsche Klinik am Eingang des 20. Jahrh. **6**. 487 (1906). — [3]) Vgl. z. B. *Edgreen:* Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilkde. **6**. 1 (1895). — *Ingegnieros:* Le langage musical et ses troubles hystériques. Paris 1907. — [4]) *R. A. Pfeifer:* Der zentrale Abschnitt der Hörleitung. l. c. — Vgl. auch *G. Mingazzini:* Der Balken. 188 ff. J. Springer, Berlin 1922.

mancherlei Beobachtungen über funktionelle Störungen im Gebiete des Hörens — z. B. nach Geschwülsten im Balkengebiet[1]) — dafür, daß die genannten Wechselbeziehungen vorhanden sind[2]). Ferner macht mancher Befund es sehr wahrscheinlich, daß auch die Zentren für Wortklangbilder gegenseitig durch Balkenfasern verknüpft sind.

Wir können die überragende Bedeutung des Schallsinnes und der Schallempfindung mit der anschließenden Schallwahrnehmung und der mit dieser verknüpften Schallerinnerung in all ihren Einzelheiten für unsere ganze Psyche nicht voll erfassen, wenn wir nicht schon an dieser Stelle die Beziehung des Wortklangbildes zu jenen Zentren berücksichtigen, die die gesamte Muskulatur über die entsprechenden kortikalen Innervationszentren beherrschen, die mit der Stimmgebung und der Sprache in Beziehung stehen. Ist es doch in erster Linie der Besitz der Sprache, der uns weit über die Leistungen des tierischen Organismus hinausgeführt hat. Die Sprache beruht nun interessanterweise nicht auf Einrichtungen, die ganz von selbst ihre Funktionen übernehmen, vielmehr ist unter gewöhnlichen Verhältnissen die Entwicklung des Vermögens, zu sprechen, an die Funktion des Schallsinnes mit allen ihm zugehörigen peripheren und zentralen Anteilen geknüpft und insbesondere an die Sammlung von Wortklangbildern im entsprechenden kortikalen Zentrum. Werden keine akustischen Empfindungen ausgelöst und fehlen daher die entsprechenden Erinnerungsbilder, dann unterbleibt die Entwicklung des Sprechvermögens, wenn nicht auf anderen, außerordentlich mühsam anzubahnenden Wegen die Fähigkeit des Sprechens zur Ausbildung kommt. Schon die Bezeichnung „Taubstummheit“ verrät uns die enge Beziehung zwischen dem Vermögen zu hören und demjenigen des Sprechens. Es gelingt, Taubstumme zum Sprechen zu bringen, indem man andere Bahnen als die Hörbahn zur Erlernung der zur Hervorbringung bestimmter Laute usw. notwendigen Muskelinnervationen verwendet. Mit Hilfe des Lichtsinnes und des Tastsinnes wird die zur Bildung von Tönen, Klängen und Geräuschen erforderliche Atemtätigkeit (Anblasen der Stimmbänder), die entsprechende Einstellung des Kehlkopfes und Formung der Nasenrachen- und Mundhöhle usw. kontrolliert und eingeübt. Die Sprache des Taubstummen klingt monoton, weil er sie nicht mit dem Schallsinn überwachen kann. Es ist bewundernswert, was Taubstummenlehrer und ihre Schüler in unendlich geduldiger Arbeit auf dem Gebiete des Sprechens erreichen!

Von größtem Interesse ist der Umstand, daß der Besitz der Sprache vollkommen verloren gehen kann, wenn innerhalb der ersten sieben bis zehn Lebensjahre das Hörvermögen erlischt. Es müssen in diesem Falle die bereits vorhandenen Wortklangbilder in Verlust geraten, oder es ist ihre Verwendbarkeit zur Ausgestaltung der motorischen Sprachfunktion aufgehoben.

Wir müssen, um die Beziehungen zwischen dem Wortklangbildzentrum und der Fähigkeit des Sprechens klarzulegen, für einen Augenblick das Sinnesgebiet verlassen und uns dem motorischen zuwenden. Wir haben hier einen ganz besonders klaren Fall von engster Verknüpftheit von sensorischen und motorischen Funktionen vor uns. Wir haben bereits

[1]) *A. Rückert:* Berliner klin. Wschr. 1909. — [2]) Vgl. hierzu *Bastian:* A Treatise on aphasia. 305. London 1898. — *Niessl v. Mayendorf:* Die aphasischen Störungen. Leipzig 1911.

bei der Besprechung des Lichtsinnes erkannt, daß in mannigfacher Weise sensible und motorische Einrichtungen zusammenwirken. Es sei z. B. an die durch Lichteinfall in das Auge bedingte Pupillenreaktion und an die auf dem gleichen Wege ausgelösten Augenbewegungen erinnert. Ferner sei nochmals auf die Übertragung von Erregungen, die in der Hörbahn weitergeleitet werden, auf die Blickbahn hingewiesen. Jeder Reflexvorgang ist das Ergebnis der Zusammenarbeit von sensiblen und motorischen Vorgängen. Als ihn auslösendes Moment kommen Reize in Frage, die peripher einwirken. Wir haben jedoch auch in großer Zahl Vorgänge motorischer Art kennen gelernt, bei denen das entsprechende motorische Zentrum z. B. von der Blutzusammensetzung aus in Erregung versetzt wird. Es sei an die Funktion des Atemzentrums, der Herzzentren und der Kreislaufzentren überhaupt erinnert[1]) und ferner an Einflüsse von übergeordneten Zentren auf untergeordnete. Es sei in dieser Richtung auf die im Zwischenhirn befindlichen sympathischen Hauptzentren und an ihre Beziehungen einerseits zu höher gelegenen Nervenzentren und andererseits zu den entsprechenden Sympathikuszentren der Medulla oblongata und des Rückenmarks erinnert[2]). Wir erwähnen alle diese Sonderfälle von Beziehungen von Reizbildungsorten und Erregungszuleitungen zu motorischen Systemen, weil wir in ihnen im Prinzip ähnliche Einrichtungen zu erblicken haben, wie sie dem die Sprache beherrschenden Einfluß des Klangbildzentrums auf das motorische Sprachzentrum zugrunde liegen.

Betrachten wir zunächst das motorische Sprachzentrum. Seine Kenntnis verdanken wir sorgfältigen klinischen Beobachtungen. Es sei zunächst die wichtige Tatsache hervorgehoben, daß beim Rechtshänder die linke und beim Linkshänder die rechte Großhirnhemisphäre sowohl bei jenen Leistungen des Zentralnervensystems, die dem Erkennen, der Gnosis, dienen als bei jenen, die das Zusammenarbeiten von Muskelgruppen bei der Ausführung bestimmter Bewegungsvorgänge beherrschen, das Übergewicht hat. Es ist dies bei den verschiedenen Funktionen in verschieden hohem Maße ausgeprägt und kommt ganz besonders stark bei jenen Zentren, die in Beziehung zum Sprechen stehen, zur Geltung. Eine Alleinherrschaft der einen Hemisphäre unter völliger Ausschaltung der anderen gibt es wahrscheinlich in keinem Fall, wohl aber kann die Vorherrschaft der einen Hemisphäre so bedeutend sein, daß die andere bei der Ausführung bestimmter Funktionen in ihren Leistungen stark zurücktritt. Aus sehr wahrscheinlich zunächst gleichwertigen, koordinierten Zentren entwickelt sich mit der Zeit ein Abhängigkeitsverhältnis, indem das entsprechende Zentrum der einen Hemisphäre die Führung übernimmt[3]). Die Zusammenarbeit der in Frage kommenden Zentren ist damit nicht aufgehoben, nur vollführt das eine dann keine selbständigen Funktionen mehr, vielmehr werden solche bestimmter Art stets über das übergeordnete Zentrum der anderen Hemisphäre vermittelt. Dem Umstande, daß die zum Zustandekommen des Sprechens erforderlichen zentralen Vorgänge in besonders hohem Maße auf eine bestimmte Großhirnhemisphäre lokalisiert sind, ist es zu verdanken, daß relativ früh erkannt wurde, daß die Innervation aller jener Muskeln, die beim Sprechakt beteiligt sind, von einer bestimmten

[1]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 8. — [2]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 21. — [3]) Vgl. hierzu *G. Mingazzini:* Klin. Wschr. **4**. 1289 (1925).

Stelle der Großhirnrinde aus beherrscht wird[1]). Man nennt Störungen des Vermögens zu sprechen allgemein Aphasie und unterscheidet, je nach dem Orte, an der sich jene finden, eine motorische, sensorische und amnestische Aphasie. Die erstere ist die am längsten bekannte. Sie führte zu der Annahme, daß im hinteren Drittel der dritten Stirnwindung der linken Hemisphäre (bei Rechtshändern — bei Linkshändern der rechten) ein Rindenzentrum vorhanden sein müsse, das die mit der Sprache verknüpften motorischen Leistungen regelt. Man fand nämlich bei der motorischen Aphasie an jener Stelle Veränderungen. Es war vor allem *Broca*[2]), der mit aller Bestimmtheit den Standpunkt der erwähnten Lokalisation vertrat. Jene Stelle führt deshalb auch den Namen *Broca*sche Stelle. Die Vorstellung, es könnten im Gehirn bestimmte funktionelle Leistungen an bestimmte seiner Stellen gebunden sein, stieß zu der damaligen Zeit (die Entdeckung *Broca*s fällt in das Jahr 1861) auf großen Widerspruch, war doch die Lehre, wonach alle vom Gehirn und insbesondere vom Großhirn ausgehenden Funktionen das Ergebnis von Vorgängen sein sollten, an denen alle seine Anteile teilnehmen[3]), die allein herrschende. Im Laufe der Zeit hat man erkannt, daß sich das motorische Sprachzentrum nicht allgemein so eng lokalisieren läßt, wie es von *Broca* geschehen ist, vielmehr greift es auf benachbarte Gebiete über. Es sind offenbar ganz erhebliche individuelle Verschiedenheiten in seiner Ausdehnung vorhanden. Wesentlich bleibt, daß eine zentrale Stelle gegeben ist, die jene Rindenzentren beherrscht, von denen aus Leitungsbahnen zu Muskeln verlaufen, die beim Sprechen in Tätigkeit sind. Es sind im motorischen Sprachzentrum Sprachbewegungsvorstellungen vorhanden. Man hat von einer Praxie gesprochen und nennt die Störung der Sprachfähigkeit infolge Auslöschung jener Vorstellungen Apraxie, und zwar liegt eine solche der Mund-, Zungen-, Gaumen- und Kehlkopfmuskulatur vor. Während, wie schon hervorgehoben, die eben genannte Muskulatur bei ihrer Verwendung zum Sprechen ihre Impulse von nur einer Großhirnhemisphäre (Rinde eines Teiles der unteren Stirnwindung) erhält, wird jene Muskulatur, die zum Kauakt Verwendung findet, wobei auch Lippen-, Zungen- usw. -muskulatur betätigt wird, doppelseitig innerviert. Eine Apraxie des Eßaktes tritt erst ein, wenn eine doppelseitige Störung vorhanden ist. Es ist von größtem Interesse, daß die gleichen Nervenbahnen, die zur Auslösung bestimmter Muskelbewegungen beim Sprechen Verwendung finden, auch dann benützt werden, wenn es zum Akt des Kauens kommt. Es ist die zentrale Verknüpfung der in feinster Weise abgestuften Zusammenarbeit einer Reihe von Muskeln, die für das Sprechen Vorbedingung ist. Trotz der Unmöglichkeit zu sprechen, ist der Kauakt ungestört.

---

[1]) *J. Bouillaud:* Arch. générales de méd. 8. 25 (1825); Bull. de l'acad. de méd. 13. 699 (1848); 30. 623 (1865). — *Marc Dax:* Gazette hebdom. de méd. et de chir. (2). 2. 259 (1865). — [2]) *Paul Broca:* Bull. de la soc. anat. de Paris. 38. Année. (2). 8. 379 (1863). — [3]) Es sei darauf hingewiesen, daß *F. J. Gall* [Anatomie et Physiol. de système nerveux usw. 4. 68 ff. (1819)] zunächst durch Betrachtung der Konfiguration von Köpfen und Schädeln — besonders starkes Hervortreten der Augen infolge starker Wölbung des oberen Teiles der Orbita — und später durch Befunde nach Verletzungen des Stirnhirns zum Schlusse kam, es müsse die untere Stirnwindung in Beziehung zur Sprache stehen, *Gall*s Lokalisationslehre bedeutet jedoch ihrer ganzen Auffassung nach nicht einen Vorläufer der heute geltenden.

Bei der motorischen Aphasie finden wir eine mehr oder weniger umfassende Störung des Vermögens zu sprechen, obwohl sämtliche Muskeln, die dafür in Frage kommen, ihre normale Innervation besitzen, und ferner auch die zugehörigen Rindenzentren funktionsfähig sind. Wir werden seiner Zeit erfahren, daß in der vorderen Zentralwindung Zentren vorhanden sind, von denen aus bestimmte Bewegungsvorgänge zur Auslösung kommen. Unter anderem finden wir im unteren Teil der genannten Windung solche, von denen aus sich Bewegungen der Zunge, des Kehlkopfes usw. auslösen lassen. Die für die Sprache erforderliche, fein abgestufte Zusammenarbeit all der in Frage kommenden Muskelgebiete wird vom motorischem Sprachzentrum aus geleitet. Von ihm aus gehen die entsprechenden Impulse auf die in Betracht kommenden motorischen Zentren der vorderen Zentralwindung über. Es wird so veranlaßt, daß jede in Frage kommende Muskelgruppe in jeder Hinsicht — zeitlich und quantitativ — geregelt einspringt. Fehlen jene Impulse, dann versagen die zuletzt genannten Zentren in Hinsicht auf die Hervorbringung der Sprache. Wie in einer automatischen Telephonzentrale von ungezählten Stellen aus bestimmte „Funktionen" in dieser ausgelöst werden können und genau entsprechend der in Verbindung gebrachten Leitungen nun an einem bestimmten Orte ein Signal ertönt, und all das vernichtet ist, sobald z. B. eine Störung die „Reizzuleitung" zur Zentrale unmöglich macht, während im übrigen noch zahlreiche Funktionen von der Zentralstelle durchführbar sind, haben wir bei Veränderungen im *Broca*schen Zentrum ungestörte motorische Zentren für die sämtlichen beim Sprechen erforderlichen Muskeln. Auch die Nervenbahnen, die von jenen zu diesen führen, sind vollständig funktionstüchtig, und das gleiche gilt von den Muskeln selbst. Es fehlen nur die erforderlichen Impulse.

Nun ist, wie wir schon S. 364 erfahren haben, die Praxie für den Sprechakt auf das innigste mit dem Vorhandensein von Wortklangbildern verbunden, d. h. es müssen dem Praxiezentrum in der *Broca*schen Windung Erregungen bestimmter Art zufließen, die dem akustischen Erinnerungszentrum entstammen. Es stellt ein Zentrum der Gnosie dar, d. h. der Erkennung. Findet sich infolge seiner Ausschaltung eine Agnosie, dann ergibt sich eine besondere Art der Aphasie, genannt die sensorische[1]). Bei ihr wird, wie schon S. 360 erwähnt, gehört, jedoch nicht verstanden. Es sei in dieser Hinsicht nochmals an die „Seelenblindheit" erinnert. Bei ihrem Vorhandensein sieht die betreffende Person, jedoch erkennt sie das Gesehene nicht, auch kann sie keine Erfahrungen auf dem optischen Gebiete sammeln. Genau ebenso ist der sensorisch Aphasische ein Augenblickswesen in bezug auf akustische Eindrücke. Er nimmt sie wahr, jedoch hinterlassen sie keine Spuren. Am einleuchtendsten ergeben sich die Beziehungen zwischen dem Hörvorgang, der Entwicklung von Erinnerungsbildern, der Begriffsbildung und dem Vermögen zu sprechen, wenn wir verfolgen, wie ein Kind sprechen lernt. Es kann unmittelbar nach der Geburt alle jene Muskeln innervieren, die beim Saugen, Schlucken, Atmen in Frage kommen, dagegen fehlen jene koordinierten Impulse, die den Sprechakt beherrschen. Das Kind kann wohl schreien, jedoch nicht

[1]) Ihre Entdeckung verdanken wir *Wernicke:* Deutsche Klinik. **6**. 487 (1903); ferner Gesammelte Aufsätze und kritische Referate zur Pathol. des Nervensystems. Berlin 1893.

sprechen. Es reagiert auf Klänge und Geräusche, d. h. das Hörvermögen ist ausgebildet. Das Kind hört nun immer wieder bestimmte Worte. Allmählich verknüpft es damit bestimmte Begriffe. Es zeigt sich das, bevor es sprechen kann, daran, daß beim Hören bestimmter Worte eine bestimmte Reaktion erfolgt (es wird z. B. der Blick nach bestimmter Richtung gewandt, oder es zeigt sich der Ausdruck der Freude in Gestalt von Lachen usw.). Gewöhnlich lernt das Kind zunächst das Wort „Mama" aussprechen und mit ihm eine bestimmte Vorstellung verknüpfen. Man erkennt, welche Mühe es dem Kind zunächst bereitet, dieses Wort wiederzugeben. Allmählich geht das leichter. Es gesellen sich neue Worte hinzu und damit neue Begriffe. Der Wortschatz vermehrt sich mehr und mehr. Leider wird dem Kinde oft in gedankenloser Weise ein Schatz von verstümmelten Worten beigebracht und damit bewirkt, daß es später umlernen muß! Schließlich kommt es zur Bildung von Sätzen usw. Unzweifelhaft liegen die Verhältnisse beim Sprechenlernen komplizierter, als es nach dem eben Dargelegten den Anschein hat. Wir haben schon mehrfach des Umstandes gedacht, daß jeder Bewegungsvorgang zugleich zentripetale Prozesse auslöst. Es kommt auf diesem Wege zu einer Selbstregulation der einzelnen Bewegung. Bewegen wir die Lippen, die Zunge usw., so werden unausgesetzt Erregungen in den in Betracht kommenden Sinnesorganen der am Bewegungsvorgang beteiligten Gewebe ausgelöst. Beständig fließen den zugehörigen motorischen Zentren, im vorliegenden Fall dem in der Medulla oblongata liegenden Kerngebiet des N. facialis, hypoglossus und vagus, Impulse zu, die sich in Form von Reflexen auswirken. Zugleich laufen Erregungen weiter zentralwärts und lösen Berührungsempfindungen aus. Sie sind es, die die Bewegungserinnerungen für das gesprochene Wort schaffen, nachdem im Anschluß an die Wortklangerinnerung die entsprechende Bewegung des Sprechapparates eingeleitet worden ist. Man nennt die Erinnerung an die Gesamtheit der von bewegten Teilen ausgehenden Erregungen, die zu entsprechenden Berührungsempfindungen führen, kinästhetische.

Wir erkennen aus dieser Darlegung, wie außerordentlich mannigfaltig jene Vorgänge sind, die dem Zustandekommen der Sprache zugrunde liegen. Auf dem Wege des Nervus cochlearis erfolgen Empfindungen und Wahrnehmungen bestimmter Art, die wir als akustische bezeichnen. Von dem Zentrum aus, in dem sich die diesen zugrunde liegenden Vorgänge vollziehen, verlaufen Bahnen zu jenem, in dem die Erinnerung an das Gehörte niedergelegt wird. Der einzelne Erregungsvorgang hinterläßt in diesem Zentrum eine Spur, die es uns ermöglicht, bei Wiedereintreffen der gleichen Erregung von der Peripherie her, einen Vergleich mit bereits Wahrgenommenem zu ziehen. Wir erinnern uns, das gleiche Wort, den gleichen Ton usw. schon gehört zu haben. Von diesem Zentrum, welches das Erkennen vermittelt, verlaufen Bahnen, die in Beziehung zu Zellen des Praxiezentrums für den Sprechakt stehen. Dieses wiederum steht mit denjenigen Zentren der vorderen Zentralwindung in Verbindung, die Bahnen zu den „Sprechmuskeln" entsenden. In diesem ganzen komplizierten System können an verschiedenen Stellen Störungen eintreten, die zu ganz bestimmten Ausfallserscheinungen führen. Bleibt das Zentrum des Erkennens, das Wortklangbildzentrum, „leer", wie es bei angeborener Taubheit der Fall ist, dann erhält das Praxiezentrum keine entsprechenden Erregungen. Es

vermag sich keine bestimmte Bewegungsvorstellung auszubilden. Infolgedessen versagt das motorische Sprachzentrum seinen Dienst, obwohl es vom morphologischen Standpunkt aus betrachtet ganz und gar in Ordnung ist. Wir erkennen ohne weiteres, daß das Vermögen des Sprechaktes nichts an und für sich Angeborenes ist, vielmehr handelt es sich um etwas Erworbenes. Die Leitungsbahnen und Zentren sind angelegt. Erst die Zuleitung entsprechender Erregungen schafft Zustände, die zu bestimmten Funktionen erforderlich sind.

Wir erkennen an diesem Beispiel der Entwicklung eines ungewöhnlich komplizierten Mechanismus, wie ihn das Sprechvermögen darstellt, daß im Zentralnervensystem in Abhängigkeit von der Einwirkung bestimmter Erregungen Funktionen zur Ausbildung gelangen, die an und für sich durchaus keine gegebenen sind. Das Großhirn zeigt wohl bei der Geburt des Individuums eine bestimmte Organisation, die sich auch nach ihr noch weiter ausbildet (Ausbildung von Markscheiden usw.), jedoch sind der Entwicklung der Großhirnfunktionen aus sich selbst heraus Schranken gezogen. Es sind die Sinnesorgane, die sie in bestimmte Bahnen lenkt. Die durch sie vermittelten energetischen Vorgänge sind es, die zu bestimmten „Bahnungen“ im Zentralnervensystem führen. Es kommt zur Ausbildung bestimmter Zustandsänderungen, verknüpft mit einer in bestimmter Weise eingestellten Regelung von Stoffwechselvorgängen, die maßgebend für die Herstellung bestimmter Beziehungen der einzelnen Gebiete der Großhirnrinde (und auch anderer Gegenden des Zentralnervensystems), Zentren genannt, zu einander sind. Wir sehen vor unseren Augen die Einstellung höchster Leistungen unseres Organismus sich entwickeln. Ihrer Entfaltung sind Schranken in der Organisation der Großhirnrinde gezogen. Sie sind individuell verschieden gesetzt. Hemmende und fördernde Einflüsse aller Art machen sich geltend. Das Zentralnervensystem und insbesondere die phylogenetisch jüngsten Anteile sind „plastisch“, d. h. sie ermöglichen mittels Schaffung von Bewußtseinsinhalt und der Vermittlung einer geeigneten Auswertung desselben in Gestalt entsprechender Assoziationen Herausbildung neuer Vorstellungen und Begriffe. Hierin ist die fortschreitende Entwicklung der Kultur und unseres ganzen Wissens begründet. Die große Masse der Individuen erhebt sich in der Bildung von Vorstellungsinhalten nicht über das Niveau des gerade „Zeitgemäßen“. Schule und Erziehung schematisieren die Organisation der Funktionsentwicklung des Gehirnes und bringen Durchschnittsleistungen hervor. Nur wenige Individuen erheben sich über sie hinaus und werden schöpferisch, indem sie die gewohnten Bahnen verlassen. Bei ihnen sind die Assoziationen, die Bewußtseinsinhalte zum Zusammenklingen bringen, nicht die „schulgemäßen“, vielmehr ergeben sich neue. Eine Vorstellungswelt entsteht, welche die Zeitgenossen mit mehr oder weniger großem Grauen erfüllt, bis dann neue Generationen an jene anknüpfen, und wiederum hat dann unsere Erkenntnis einen Schritt vorwärts getan. Der Gedanke, daß in uns ein Organsystem eingebaut ist, das in seinen Funktionen unbegrenzte Möglichkeiten der Leistungsentfaltung darbietet, fesselt unser Interesse im höchsten Maße und läßt unsere Gedanken über das Augenblicksdasein aus der vergangenen Ewigkeit in die vor uns liegende abschweifen!

Es ist leicht verständlich, daß sich Störungen innerhalb all jener Vorgänge, die das Sprechen ermöglichen, in mannigfacher Weise kund-

geben. Wir haben hier nur das allerwesentlichste zur Darstellung gebracht. Die Betrachtung von Fällen mit Veränderungen im Gebiete des sensorischen und motorischen Sprachzentrums mit Einschluß der in Frage kommenden „Zufahrtswege", wobei unter anderem das ganze Inselgebiet in Betracht kommt, zeigt, daß wir zur Zeit noch sehr weit davon entfernt sind, ein lückenloses Bild der Sprachzentren und Sprachbahnen geben zu können. Unendlich komplizieren sich die Verhältnisse, wenn wir den Versuch unternehmen, uns in Einzelheiten zu vertiefen, die mit der Sprache zusammenhängen. Wir können ein Wort hören und es wiederholen, ohne zu wissen, was es bedeutet. Es ist das Wortlautverständnis vorhanden, jedoch nicht das Wortsinnverständnis[1]). Nun können wir erlernen, was das gehörte Wort bedeutet. Es sei z. B. ein Wort aus einer uns unbekannten Sprache ausgesprochen worden. Es wird uns gesagt, welches Wort in unserer Muttersprache ihm entspricht, oder aber es wird z. B. der Gegenstand vorgezeigt, den es bezeichnet. Jetzt hat das Wort einen Sinn. Es können sich ungezählte Assoziationen mit ihm verbinden. Wir erfahren z. B., daß das betreffende Wort Berg bedeutet. Sofort entstehen bestimmte Vorstellungen. Der Bewohner der Ebene, der noch nie einen solchen gesehen hat, wird an den Begriff hoch denken, oder er erinnert sich an entsprechende Abbildungen. Bei demjenigen, der Berge kennt, werden die mannigfaltigsten Erinnerungen wachgerufen.

Es besteht auch die Möglichkeit, daß der Sinn des einzelnen Wortes verstanden wird, jedoch fehlt das Satzsinnverständnis. So lassen sich zahlreiche Störungen beobachten, d. h. es gibt nicht nur eine absolute Aphasie, vielmehr sind jene Fälle außerordentlich viel häufiger, bei denen Teilstörungen vorliegen. Interessant sind auch Fälle, bei denen außer den allergebräuchlichsten Worten, keine anderen gesprochen werden können. So kommt es vor, daß nur die Worte Ja oder Nein erhalten sind.

Von besonderem Interesse ist, daß bei Worttaubheit, d. h. bei der sensorischen Aphasie, die „innere Sprache" erhalten ist. Der Patient kann spontan sprechen. Es fehlt jedoch die Kontrolle. Das hat zur Folge, daß die Worte vielfach verstümmelt werden. Man spricht von einer Paraphasie. Durch das Vermögen des spontanen Sprechens unterscheidet sich die sensorische von der motorischen Aphasie.

Eine besondere Form der Aphasie stellt die amnestische dar. Sie ist dadurch ausgezeichnet, daß die Kranken bestimmte Worte, wie z. B. Eigennamen, Zeitwörter usw. vergessen haben. Sie ist insbesondere bei Veränderungen im Gebiete des Gyrus angularis gefunden worden.

Wir haben bisher nur die Sprachexpression, d. h. das gesprochene Wort, und die Sprachrezeption, d. h. das Hören von solchen, und im Anschluß daran das Sprachverständnis berücksichtigt, jedoch zunächst außer acht gelassen, daß wir außer der Lautsprache noch eine Schriftsprache haben. Während wir in der Tierreihe in weitem Umfange in allerdings beschränktem Maße die Verwendung von Lauten zur Zeichengebung finden, stellt die Benützung der Schriftsprache zu dem gleichen Zwecke etwas uns vollkommen Eigenartiges dar. Auch bei ihr haben wir eine expressive und eine rezeptive Form, nämlich das Schreiben und

[1]) Vgl. über die besondere Lokalisation eines Wortlaut- und eines Wortsinnzentrums *S. E. Henschen:* J. f. Psychol. u. Neurol. **23.** Erg.-Heft 3. 310 (1918).

das Lesen[1]). Das Kind lernt, nachdem es sich das Sprechen angeeignet hat, Lesen und Schreiben. Die Schriftzeichen der Worte sind solche für Laute. Unsere Schrift ist phonetisch. Es ist die Schriftsprache in der Regel durch Vermittlung der Lautsprache mit einem bestimmten Begriff verbunden. Aus diesen Zusammenhängen ergibt sich ohne weiteres die enge Beziehung der dem Schreiben zugrunde liegenden Vorgänge mit dem Wortklangbildzentrum. Hierzu kommt nun noch, daß jedem Laut ein optisches Buchstabenbild beigeordnet wird. Dieses wird beim Schreiben durch die Bewegung der Hand, die eine Feder oder dergleichen führt, wiedergegeben. Dem Schreibakt gehen folgende Vorgänge voraus. Es muß zunächst das Wortklangbild wachgerufen werden. Dabei erfolgen vielfach teilweise Innervationen jener Muskelgebiete, die dem Sprechakte dienen. Beim Kinde (und oft auch bei Erwachsenen) bemerken wir leises Vorsprechen des Wortes oder doch entsprechende Bewegungen der Lippen. Dann folgt die Zerlegung des Wortes in seine Bestandteile — die Buchstaben. Jeder davon ruft das entsprechende optische Buchstabenbild wach. Nunmehr erfolgt die Überleitung bestimmt abgestufter Impulse auf jene motorischen Zentren der vorderen Zentralwindung, die Beziehung zu jenen Muskeln haben, welche beim Schreiben betätigt werden, d. h. im wesentlichen diejenigen der Hand. Wir haben es auch hier nicht mit etwas an und für sich Angeborenem zu tun, vielmehr wird das Schreiben erlernt und eingeübt. Es entwickelt sich ein Zusammenspiel von Gehirnzentren mittels Leitungsbahnen, das immer fester verknüpft wird und schließlich geradezu automatisch zu bestimmten Erfolgen führt.

Wir haben beim Schreiben ganz entsprechende Verhältnisse vor uns, wie beim Sprechen. Wie bei diesem ein Zentrum der Erkennung verknüpft mit Begriffen mit einem solchen der Praxis zusammenwirkt, nämlich dem motorischen Sprachzentrum, haben wir auch beim Schreiben eine solche Verknüpfung. Das Handzentrum empfängt Impulse und vermittelt die entsprechenden Bewegungen der Hand. Dabei werden als Zuleitung dieselben Bahnen verwendet, die auch bei anderen Bewegungen der Hand Erregungen übertragen. Eine eigene Schreibbahn gibt es ebenso wenig, wie eine besondere Sprachbahn für die Innervation der am Sprechakt beteiligten Muskeln. Das Wesentliche ist in allen diesen Fällen das Einspielen bestimmter Funktionszentren zu bestimmten Leistungen. An Stelle der Hand kann auch der Fuß Verwendung finden. Interessant ist, daß wir imstande sind, auch mit der Nase, dem Mund (mit den Lippen festgehaltener Bleistift) zu schreiben, auch dann, wenn niemals zuvor eine Verbindung des „Schreibbewegungsvorstellungszentrums" mit jenen Zentren stattgefunden hat, von denen aus jene Muskeln innerviert werden, die wir in den erwähnten Fällen zum Schreiben verwenden. Allerdings müssen wir in den genannten Fällen unsere volle Aufmerksamkeit aufwenden, um die Buchstaben richtig schreiben zu können. Der Unterschied in der Sicherheit des Schreibens mit der eingeübten Hand und z. B. mit dem Fuße wird besonders auch dann sehr deutlich, wenn wir bei geschlossenen Augen schreiben.

Betrachten wir zum besseren Verständnis des bisher über das Sprechen und Schreiben Mitgeteilten die den beiden motorischen Leistungen zugrunde liegenden Vorgänge schematisch, dann läßt sich etwa Folgendes ausführen

[1]) Vgl. hierzu u. a. *G. Mingazzini:* Klin. Wschr. **4**. 1289 (1925).

(vgl. dazu Taf. XVIII, Abb. 2)[1]). A stellt das sensorische Sprachzentrum dar. M sei das motorische. m bedeutet jene in der vorderen Zentralwindung gelegenen Zentren, von denen aus die am Sprechakt beteiligten Muskeln innerviert werden. m^1 und m^2 stellt die periphere Leitungsbahn zu diesen dar. a^1 und a^2 ist die Hörbahn. Sie erreicht bei a das kortikale Hörzentrum (Empfindungszentrum). Eine besondere Besprechung erfordert die mit B bezeichnete Stelle. Ihre besondere Hervorhebung in Gestalt einer Lokalisation kann leicht zu Mißverständnissen Anlaß geben. B soll nämlich ganz allgemein die durch Assoziationen aller Art sich ausbildenden Begriffe zum Ausdruck bringen. Es handelt sich dabei nicht um ein bestimmtes, abgrenzbares Zentrum, vielmehr um eine sehr große Anzahl von Assoziationsbeziehungen zu allen möglichen Stellen des Gehirnes, in denen Bewußtseinsinhalt eingelagert ist. In der Mannigfaltigkeit dieser Beziehungen äußert sich die Leistungsfähigkeit des Zentralnervensystems in individuell verschiedener Weise. Auch hier handelt es sich um Erworbenes, sofern die Benützung bestimmter Bahnen in Frage kommt. Angelegt sein müssen die in Frage kommenden Zellen und Leitungsbahnen. Wir stehen beim Nervensystem Vorgängen gegenüber, die wir bei den übrigen Organen nicht in dem Ausmaße kennen. Wir haben allerdings erfahren, daß auch in den übrigen Geweben, ja sogar in den Körperflüssigkeiten Reaktionen auslösbar sind, die auf lange Zeit hinaus Spuren hinterlassen. Es sei an die Immunitätsreaktionen erinnert[2]). Auch hier kommt ein erworbener Vorgang zum Vorschein, wenn der gleiche Prozeß sich wiederholt. Unwillkürlich denkt man auch an die ungezählten Regulationen, die in jeder Zelle und jeder Körperflüssigkeit sich automatisch vollziehen, kurz an alles das, was man als Selbststeuerung des Geschehens in Organen und Zellen bezeichnet. Auch sie ist gewiß nichts ohne weiteres Gegebenes, sondern etwas Erworbenes, sei es nun phylogenetisch oder ontogenetisch Herausgebildetes. Es ist schwer zu sagen, ob zwischen der Ausbildung von Erinnerungen im Nervensystem und insbesondere im Großhirn und jenen eben erwähnten Vorgängen mehr als eine äußerliche Analogie besteht. Erinnert sei ferner an die Möglichkeit der Hervorrufung bedingter Reflexe[3]). Auch hier werden Beziehungen durch Übung geknüpft, die zu dauernden werden können. Das Großhirn ist für die Anbahnung mannigfaltiger neuer Verknüpfungen von Bewußtseinsinhalten, die, wie wir schon S. 19 ausgeführt haben, ihr Dasein dem Vorhandensein der Sinnesorgane verdanken, ganz besonders ausgesprochen vorbereitet.

Frühzeitig entwickelt sich die Beziehung zwischen dem gehörten Wort und einem Begriff ($A = B$ in Taf. XVIII, Abb. 2). Das Kind versteht einzelne Worte, ohne zunächst sprechen zu können. Diesem Stadium entsprechen in Taf. XVIII, Abb. 2 die Bahn $a^1 a^2$ und die Zentren $a — A — B$. Erfolgt Sprechen, dann kommen hinzu $— M — m — m^1 — m^2$, und zwar so lange es sich nur um einfaches Nachsprechen ohne Sprachverständnis handelt. Ist dieses vorhanden, dann würde das Schema lauten: $B — A — M — m — m^1 — m^2$. Allmählich erfolgt dann die Verbindung $B — M — m — m^1 — m^2$. m^1 stellt die motorische kortiko-bulbäre Bahn dar. Sie verläuft von den entsprechenden Zentren der Gesichts-, Zungen- und Kehlkopfmuskulatur im un-

[1]) Entnommen: *Emil Villiger:* Gehirn und Rückenmark. 8.—10. Aufl. Wilhelm Engelmann, Leipzig 1922. — [2]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 3. — [3]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 4 und 5.

teren Drittel der vorderen Zentralwindung durch das Knie der inneren Kapsel, den Hinterschenkelfuß und die Brücke zu den zugehörigen motorischen Hirnnervenkernen. Von da aus verläuft m^2 zu den einzelnen Muskeln.

Handelt es sich nun um die Tätigkeit des Schreibens, dann tritt der ganze S. 369 geschilderte Komplex in Erscheinung. Jedem einfachen Laut, Vokal und Konsonanten wird ein optisches Buchstabenbild zugeordnet. Nach dem optischen Bild wird geschrieben. Wir erkennen die enge Verknüpfung des sensorischen Sprachzentrums mit dem optischen System. Es tritt vor allem auch das im Gyrus angularis (*O* in Taf. XVIII, Abb. 2) vorhandene Zentrum, das die Erinnerungsbilder für Schriftzeichen umfaßt, mit dem Zentrum für die motorischen Erinnerungsbilder für Worte in Verbindung. Sensorisches und motorisches Sprachzentrum sind für den Vorgang des Schreibens sowohl als auch des Lesens unentbehrlich. Es erfolgt beim ersteren vom visuellen Zentrum *O* aus die Beziehung zu den Zentren für die Muskulatur der oberen Extremität und insbesondere derjenigen der Hand. Sie befinden sich in der mittleren Region der vorderen Zentralwindung (*H* in Taf. XVIII, Abb. 2). Es bilden sich mit der Übung graphischmotorische Erinnerungsbilder aus.

Der Vorgang des Lesens läßt sich, wie folgt, versinnbildlichen: $o^1 — o^2 — o — O — \binom{A}{M} — B$. Das Sinnbild für das spontane Schreiben ist: $B — \binom{A}{M} — O — H — h^1 — h^2$. In Abb. 195 [1]), S. 372, sind auf einem Horizontalschnitt durch das Gehirn die einzelnen geschilderten Beziehungen schematisch dargestellt. Besondere Aufmerksamkeit verdienen die Verbindungen, die von einer Hemisphäre zur anderen durch den Balken verlaufen. Abb. 196 [2]), S. 373, zeigt die Lage der einzelnen Zentren in der Großhirnrinde.

Es lassen sich die bei den einzelnen Vorgängen in Frage kommenden Zentren und Bahnen in ihren Beziehungen, wie folgt, darstellen [3]) (vgl. dazu Taf. XVIII, Abb. 2):

Sprache verstehen: $a^1 — a^2 — a — A — B$.

Nachsprechen: $a^1 — a^2 — a — A — M — m — m^1 — m^2$.

Spontanes Sprechen: $B — A — M — m — m^1 — m^2$.
$B — M — m — m^1 — m^2$.

Lesen: $o^1 — o^2 — o — O — \binom{A}{M} — B$.

Laut Lesen: $o^1 — o^2 — o — O — \binom{A}{M} — B — M — m — m^1 — m^2$.

Spontan Schreiben: $B — \binom{A}{M} — O — H — h^1 — h^2$.

Abschreiben: $o^1 — o^2 — o — O — H — h^1 — h^2$.

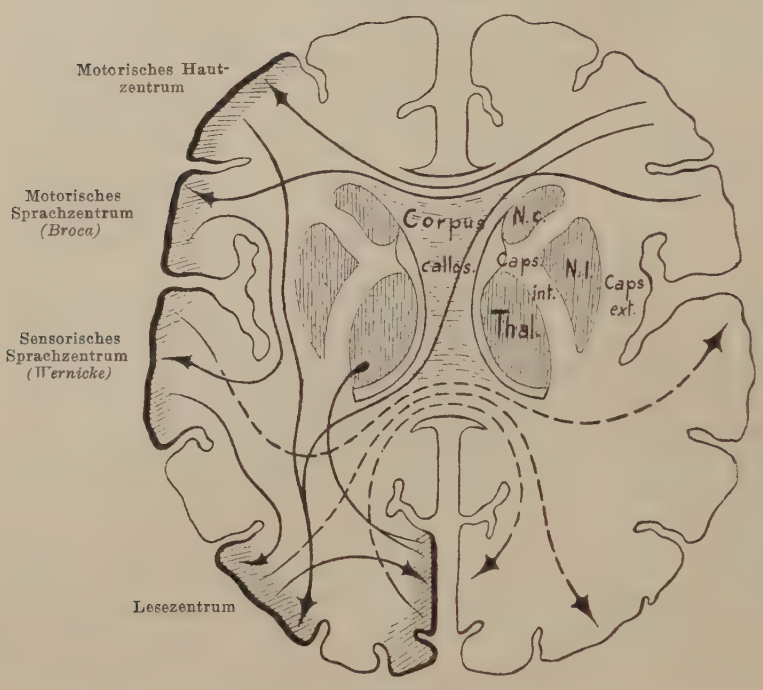
Diktatschreiben: $a^1 — a^2 — a — \binom{A}{M} — O — H — h^1 — h^2$.

Nach dem Dargelegten wird verständlich, weshalb Aphasie so oft mit Störungen auf dem Gebiete des Lesens und Schreibens verknüpft ist. Es kommt die innige Verknüpfung dieser Funktionen mit denen des moto-

[1]) Entnommen *E. Villiger:* Gehirn und Rückenmark. l. c. — [2]) Entnommen: *Hugo Liepmann* und *F. Kramer* im Lehrbuch der Nervenkrankheiten, herausgegeben von *Hans Curschmann* und *F. Kramer*. 2. Aufl. 391. J. Springer, Berlin 1925. — [3]) Vgl. *E. Villiger*: l. c. S. 240.

rischen und sensorischen Sprachenzentrums zum Ausdruck. Ist das motorische Sprachzentrum (*M* in Taf. XVIII, Abb. 2), ausgeschaltet, dann haben wir neben der Unmöglichkeit spontan zu sprechen und nachzusprechen, eine Beeinträchtigung des Lesens, spontanen Schreibens und des Diktatschreibens. Da *A* in voller Funktion ist, wird, wie schon S. 366 erwähnt, Gesprochenes verstanden. Es kann auch abgeschrieben werden. Fällt das sensorische Sprachzentrum weg (*A* in Taf. XVIII, Abb. 2), dann haben wir neben der Aufhebung des Sprachverständnisses und der Unmöglichkeit des Nachsprechens einen Ausfall der Möglichkeit, zu lesen und nach einem Diktat zu schreiben. Es ist dagegen spontanes Schreiben und ferner Abschreiben

Abb. 195.

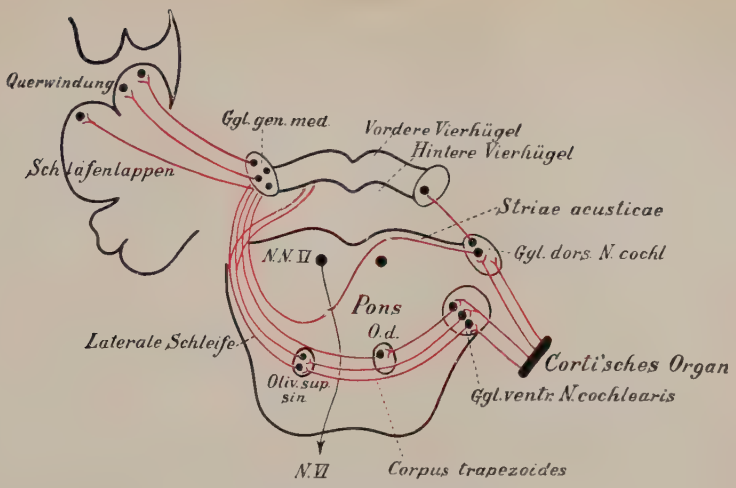


Verbindungen der einzelnen Zentren der Sprachzone auf einem Horizontalschnitt durch das Gehirn dargestellt.

möglich. Auch das Sprechen ist erhalten (vgl. hierzu S. 368). Es können nun auch beide genannten Zentren gestört sein, d. h. *M* und *A*. Die Folgen ergeben sich aus der Kombination der eben erwähnten Teilstörungen. Die Aphasie ist eine vollständige.

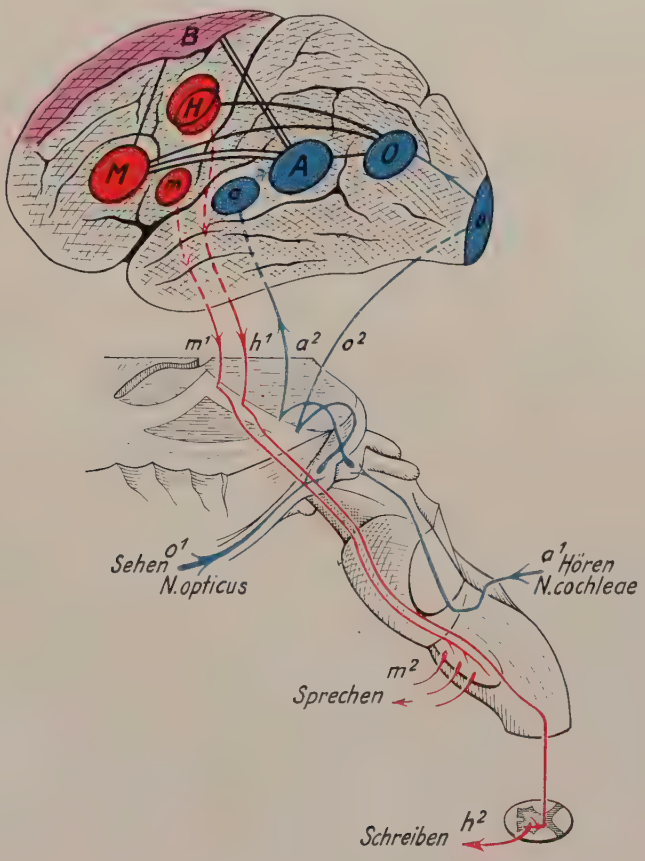
Besonders mannigfaltig sind die Folgen, wenn Störungen in Bahnen auftreten, die von den genannten Zentren ausgehen. Wir kennen eine sog. subkortikale motorische und sensorische Aphasie. Bei der ersteren ist die Bahn zwischen dem *Broca*schen Zentrum und den Sprechmuskelzentren unterbrochen. Es erfolgt Beeinträchtigung bis Aufhebung des willkürlichen Sprechens, des Nachsprechens und des Lautlesens. Bei der subkortikalen sensorischen Aphasie, bei der eine Absperrung der im übrigen unveränderten *Wernicke*schen Zone gegenüber der aus der allgemeinen

Abb. 1.



Schema der zentralen Hörbahnen.
Die Unterbrechung in den Kernen der lateralen Schleife ist nicht berücksichtigt. *N. N. VI* = Kern des N. abducens. *O. d.* = Oliva dextra superior.

Abb. 2.

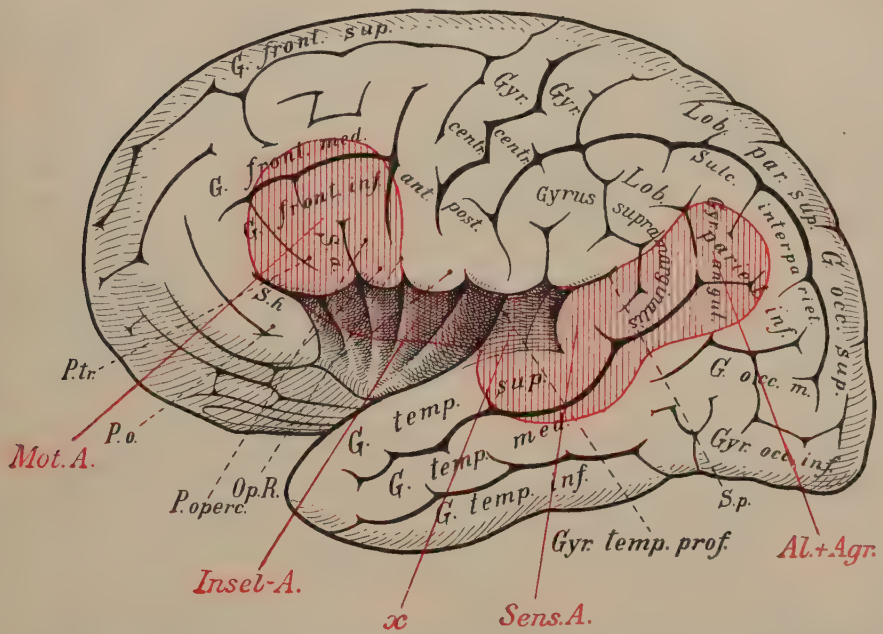


Schema der Laut- und Schriftsprache.

Hörzone einlaufenden Erregungen vorliegt, findet sich Aufhebung des Sprachverständnisses, des Nachsprechens und des Diktatschreibens, während in beiden Fällen — der subkortikalen motorischen und sensorischen Aphasie — die innere Sprache, Lesen und Schreiben erhalten sind.

Schließlich kennt man noch Ausfallserscheinungen, die ganz offenbar auf Störungen in Bahnen zurückzuführen sind, die von den genannten beiden Zentren aus Beziehungen zu solchen anknüpfen, mit denen zusammen Begriffe zur Entwicklung kommen. Man spricht in diesen Fällen

Abb. 196.



Rot = Sprachregion. *Mot. A.* = motorische Aphasie. *Insel-A.* = Inselaphasie. *Sens. A.* = sensorische Aphasie. Ein Herd in *x* (in der temporalen Querwindung) macht vielleicht reine Worttaubheit. *Al.* + *Agr.* = Alexie + Agraphie.

P. tr. = Pars triangularis
P. o. = Pars orbitalis
P. operc. = Pars opercularis
} der dritten Stirnwindung.

Op. R. = Operculum Rolandi.

S. h. = Ramus horizontalis
S. a. = „ ascendens
S. p. = „ posterior
} der Fossa Sylvii.

von transkortikaler motorischer und sensorischer Aphasie. Bei der ersteren findet sich Verlust der willkürlichen Sprache und des Vermögens zu schreiben, während bei letzterer das Sprach- und Schriftverständnis aufgehoben ist. Endlich kennt man noch eine Leitungsaphasie. Unter dieser versteht man eine Unterbrechung der Beziehungen zwischen dem sensorischen und motorischen Sprachzentrum. Bewiesen ist übrigens das Vorkommen einer solchen nicht. Die Folge ist Beeinträchtigung des Nachsprechens. Erhalten sind Sprach- und Schriftverständnis und ebenso die Fähigkeit des Abschreibens, des spontanen Sprechens und des Schreibens. Beim Sprechen zeigt sich die Erscheinung der Paraphasie (vgl. S. 368) und beim Schreiben diejenige der Paragraphie.

Es vermag diese systematische Darstellung der mit Störungen im Gebiete aller mit der Laut- und Schriftsprache in Zusammenhang stehenden Einrichtungen verbundenen Ausfallserscheinungen auch nicht annähernd ein Bild von der Mannigfaltigkeit der zu beobachtenden Erscheinungen zu geben[1]). Wir müssen uns immer vor Augen halten, welch gewaltige Bedeutung die Sprache für unser ganzes Innenleben hat. Gedanken sind schließlich auch nichts anderes als unsere Sprache. Manche Leute denken laut und bringen so diese enge Beziehung ohne weiteres zum Ausdruck. Eine Störung auf dem Gebiete des Vermögens zu sprechen, bedingt unter allen Umständen mehr oder weniger schwere, allgemeine Störungen im Gebiete der sensorischen Großhirnfunktionen. Zahllose im Laufe des Lebens gesponnene Beziehungen zu allen möglichen Bewußtseinsinhalten mit den aus ihnen sich ergebenden mannigfaltigen Gedankenkomplexen werden gelöst. Hier offenbart sich, daß trotz des Vorhandenseins von bestimmten Zentren motorischer und sensorischer Art in letzter Linie doch alle ihre Funktionen transkortikal zusammenfließen und so zu einer Einheit verknüpft werden. Wird diese an einer Stelle gestört, dann ergeben sich mehr oder weniger folgenschwere Störungen.

Die Fülle von Einzelbeobachtungen ist erdrückend groß[2]). Die Pathologie hat auf diesem Forschungsgebiet die Führung! Vermag doch der Tierversuch aus naheliegenden Gründen uns nur ganz vereinzelt Anhaltspunkte zu geben. Es ereignen sich bei Apoplexien häufig Fälle von Ausfallserscheinungen auf dem Gebiete der Laut- und Schriftsprache.

---

[1]) Vgl. hierzu *G. Mingazzini:* Klinische Wochenschrift. **4**. 1289 (1925). — [2]) Vgl. hierzu u. a. *Bastian:* Brit. and foreign med. chir. review. April 1869; A treatise on aphasia and other speech defects. London 1898. — *Lichtheim:* Deutsches Arch. f. klin. Med. **36**. 204 (1885). — *Oppenheim:* Charité-Ann. **13**. 345 (1888). — *Bruns* u. *Stölting:* Neurol. Zbl. 481 (1888). — *Ballet:* Die innerliche Sprache und die verschiedenen Formen der Aphasie. Deutsch von *Bongers*. Leipzig u. Wien 1890. — *Bleuler:* Arch. f. Psychiatr. **25**. 32 (1893). — *Goldscheider* u. *Müller:* Z. f. klin. Med. **23**. 131 (1893). — *Bruns:* Neurol. Zbl. 8 (1894). — *Pitres:* Rev. de méd. **15**. 873 (1895); Progrès méd. Nr. 21—26 (1898). — *G. Anton:* Arch. f. Psychiatr. **32**. 86 (1899). — *Liepmann:* Fall von reiner Sprachtaubheit. Breslau 1898; Neurol. Zbl. 389 (1900); 449 (1909). — *A. Pick*: Wiener klin. Wochenschr. Nr. 37 (1900); Über das Sprachverständnis. Leipzig 1909. — *S. Freud:* Zur Auffassung der Aphasien. Leipzig u. Wien 1901. — *Wernicke:* Monatsschr. f. Psychiatr. u. Neurol. **13**. 241 (1903). — *Störch:* Ebenda. **13**. 499 (1903). — *Knapp:* Ebenda. **15**. 31 (1904). — *Bonvicini:* Jahrb. d. Psych. **26**. 126 (1905). — *Déjérine:* Presse méd. Nr. 55, 57 (1906); l'Encéphale. Nr. 5 (1907). — *Goldstein:* Journ. f. Psychol. u. Neurol. **7**. 172 (1906). — *P. Marie:* Semaine méd. Nr. 21 (1906). — *Rothmann:* Z. f. klin. Med. **60**. 87 (1906); Neurol. Zbl. 371 (1907). — *Liepmann* u. *Maas:* Journ. f. Psychol. u. Neurol. **10**. 214 (1907). — *Liepmann* u. *Quensel:* Monatsschr. f. Psychol. u. Neurol. **26**. 189 (1909). — *Henneberg:* Arch. f. Psychiatr. **44**. 1182 (1908). — *v. Monakow* u. *Ladame:* l'Encéphale. Nr. 3 (1908). — *E. Niessl v. Mayendorf:* Monatsschr. f. Psychiatr. u. Neurol. **22**. 145 (1907); Abhandl. aus der Neurol., Psychiatr., Psychol. u. ihren Grenzgeb. Heft 27 (1925). — *Mingazzini:* l'Encéphale. Januar (1908); Klin. Wochenschr. **4**. 1289 (1925). — *Lewy:* Neurol. Zbl. 802 (1908). — *Schuster:* Monatsschr. f. Psych. u. Neurol. **25**. 349 (1909). — *Bechterew:* Ebenda. **25**. 42 (1909). — Vgl. ferner *A. Tschermak* im Handbuch der Physiol. (herausgeg. von *Nagel*). **4**. 116—119 (1909). Hier finden sich Literaturangaben. — *W. von Bechterew:* Die Funktionen der Nervenzentra. Übersetzt von *R. Weinberg*. Bd. I und III. G. Fischer, Jena 1911. — *C. v. Monakow:* Die Lokalisation im Großhirn. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1914. Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — *F. X. Dercum:* Arch. of neurol. and psychiatr. **12**. 601 (1924). — *A. Gelb* und *K. Goldstein:* Psychol. Forsch. **6**. 127 (1924); Schweiz. Arch. f. Neurol. u. Psychiatr. **15**. 163 (1924). — *Ardin-Delteil, Levi-Valensi* und *Derrieu:* Rev. neurol. **30**. 14 (1923).

Jeder Fall bietet eine Fundgrube von Beobachtungen. Ihre Deutung ist aus vielen Gründen nicht immer ganz leicht. Zunächst erfordert die Erkennung von „feineren" Störungen eine genaue Kenntnis der zuvor vorhandenen Leistungen. Man hat z. B. Personen beobachtet, die von mehreren Sprachen die sie beherrschten, die eine oder andere „vergessen" hatten und welche noch leidlich beherrschten.

Von ganz besonderem Interesse ist, daß die musikalischen Gnosien und Praxien ein Gebiet für sich darstellen. Das Musikverständnis, ferner die Fähigkeit vokaler oder instrumenteller musikalischer Produktion und des Lesens und Schreibens von Notenzeichen erfordern besondere Einrichtungen. Wieder bilden sich ungezählte auf einander eingespielte Innervationen aus. Sensorische und motorische Funktionen greifen in einander. Wir haben auch hier zahlreiche Einzelheiten zu unterscheiden, wie spontanes Singen und Spielen eines Instrumentes, Nachsingen, Notenschreiben aus dem Kopfe und Nachschreiben von solchen, Singen und Spielen nach Noten usw. Die Erfahrung zeigt, daß Anlagen vorhanden sein müssen, um auf dem Gebiete der musikalischen Fähigkeiten bestimmte Entwicklungen zu erreichen. Wir wissen, daß jene angeboren sind und nicht durch Übung hervorgerufen werden können, wohl aber ist bei ihrem Vorhandensein ihre Ausbildung in hohem Maße möglich. Besonders eindringlich zeigen Fälle von frühzeitigen Leistungen auf musikalischem Gebiete, welch bedeutsame Rolle eine bestimmte, wohl in der Regel ererbte Anlage spielt. Es sei an die sog. musikalischen Wunderkinder erinnert.

Störungen auf dem Gebiete aller jener Einrichtungen, die an irgend einer Stelle in den Gesamtvorgang eingreifen, der musikalischen Leistungen dient, führen zu ganz bestimmten Ausfallserscheinungen. Von größter Bedeutung ist, daß sie ohne aphasische Erscheinungen auftreten können. Man hat ganz allgemein von amusischen Störungen gesprochen[1]). Sie können mannigfaltiger Art sein. Es ist nur notwendig, sich in gleicher Weise, wie wir es für alle jene Vorgänge getan haben, die für das Sprechen, Lesen und Schreiben in Frage kommen, die Beziehungen der einzelnen in Frage kommenden Zentren und Bahnen zueinander vorzustellen, um ein Verständnis für die große Zahl der möglichen besonderen Ausfallserscheinungen zu gewinnen. Wir brauchen nur an die Stelle des Zentrums für das Wortverständnis, dasjenige für Musikverständnis zu setzen. Wir haben Beziehungen zu jenem Zentrum, das die beim Singen in Tätigkeit versetzten Muskeln in geeigneter Weise assoziiert innerviert. Es sind ferner solche zum optischen Zentrum vorhanden. Endlich bestehen solche Innervationszentren für jene Muskelgruppen, die bei der Musikhervorbringung durch bestimmte Instrumente beteiligt sind.[2]) Es können Störungen im Erkennen, und ferner solche auf motorischem Gebiete vorhanden sein — Agnosien und Apraxien. Interessant sind Fälle, bei denen bei weitgehender Sprachstörung die Fähigkeit, zu singen, erhalten ist, bald mit Worten, bald wird nur die Melodie gesummt.

---

[1]) Vgl. hierzu *Knoblauch:* Arch. f. klin. Med. **43**. 331 (1888). — *Oppenheim:* Charité-Ann. **13**. 345 (1888). — *Edgreen:* Deutsche Z. f. Nervenheilk. **6**. 1 (1895). — *Marinesco:* Semaine méd. **25**. 49 (1905). — *A. Pick:* Monatsschr. f. Psych. u. Neurol. **18**. 87 (1905). — *Ingegnieros:* Le language musical et ses troubles hystériques. Paris 1907. — [2]) Vgl. *Wilhelm Trendelenburg: Pflügers* Arch. **201**. 198 (1923). Die natürlichen Grundlagen der Kunst des Streichinstrumentspiels. J. Springer, Berlin 1925.

Wir wollen uns nun noch kurz der Frage zuwenden, ob bei Störungen im Gebiete jener sensorischen Zentren, die im Laufe der Entwicklung die Führung übernommen haben, die Möglichkeit einer Behebung der eingetretenen Ausfallserscheinungen gegeben ist[1]). Wir stoßen hier zum erstenmal auf dieses Problem, hatten wir doch bei den optischen Zentren in beiden Hemisphären funktionell gleichwertige vor uns. Wir haben festgestellt, daß beim Rechtshänder sowohl das sensorische als auch das motorische Sprachzentrum der linken Hemisphäre in mehr oder weniger ausgesprochener Weise die Führung übernimmt. Die entsprechenden Zentren der anderen Hemisphäre treten mehr und mehr zurück und sind den entsprechenden Führungszentren des Rindengebietes der anderen Seite untergeordnet. Wir wollen an dieser Stelle nicht auf den Umstand eingehen, daß insbesondere nach Apoplexien zunächst sehr umfangreiche Störungen vorhanden sein können, die in wenigen Tagen ganz wesentlich zurückgehen, uns interessiert vielmehr das Problem der Möglichkeit der Entwicklung jener in Abhängigkeit geratenen Zentren zu mehr oder weniger selbständigen Leistungen. Es liegen in der Tat Beobachtungen vor, die insbesondere bei Störungen im Gebiete des sensorischen Sprachzentrums ausgedehnte Wiederherstellungsvorgänge aufweisen, so daß bis auf bleibende Reste das Wortverständnis wieder voll zur Geltung kommen kann. Die Annahme, daß in diesen Fällen die entsprechenden Zentren der Gegenseite einspringen, ist selbstverständlich nur dann begründet, wenn die eingetretenen Zerstörungen der in Frage kommenden „Führungszentren" so umfassende sind, daß die Möglichkeit einer Wiederaufnahme von Funktionen ausgeschlossen bleibt. Auch das motorische Sprachzentrum der linken Hemisphäre ist durch dasjenige der rechten in gewissem Umfange vertretbar. Von größter Bedeutung ist in dieser Hinsicht der folgende Fall[2]). Eine 59jährige Frau zeigte infolge eines in der rechten Hemisphäre befindlichen Tumors Aphasie. Sie war ursprünglich rechtshändig gewesen, war jedoch infolge einer Verletzung der rechten Hand im 17. Lebensjahr gezwungen, die linke Hand zu verwenden. Es fand nun im Laufe der Zeit offenbar eine Umstellung der in Frage kommenden Zentren statt, und zwar kamen die in der rechten Hemisphäre liegenden nach und nach gegenüber den linksseitigen ins Übergewicht. Hätte die genannte Person die Verletzung der rechten Hand nicht erlitten, d. h. wäre sie rechtshändig geblieben, dann würde der in der rechten Hemisphäre sitzende Tumor in Hinsicht auf das Sprachgebiet sich kaum bemerkbar gemacht haben!

Erwähnen wollen wir noch, daß sich mancherlei Besonderheiten bei Störungen innerhalb des Zentralnervensystems in Gestalt besonderer Ausfallserscheinungen oder auch des Ausbleibens von zu erwartenden aus der besonderen Art der Erlernung bestimmter motorischer Funktionen ergeben. Man wird z. B. bei Taubstummen, die durch Ablesen und Betasten sich Erinnerungsbilder für jene Bewegungen aneignen, die zur Bildung von Worten erforderlich sind, Störungen des Sprechvermögens bei Herden finden, die bei solchen Personen, die auf dem sonst üblichen Wege zum Sprechen ge-

[1]) Vgl. hierzu *Bonhoeffer:* Monatsschr. für Psych. u. Neurol. **1**. 235 (1897). — *Heilbronner:* Arch. f. Psychiatrie. **46**. 764 (1909). — *G. Anton:* Monatsschr. f. Psych. u. Neurol. **19**. 1 (1906). — *E. Weber:* Zbl. f. Physiol. 341 (1904); Ursachen und Folgen der Rechtshändigkeit. Halle 1905. — [2]) *Oppenheim:* Berliner klin. Wschr. Nr. 36 (1909).

kommen sind, keine Sprachstörungen bewirken. Ferner hat man beobachtet, daß bei intelligenten Personen die Schriftsprache unabhängig vom motorischen Sprachzentrum werden kann. In diesem Falle haben wir bei kortikalen Herden im Gebiet des motorischen Sprachzentrums reine Wortstummheit, d. h. es ist die Schriftsprache erhalten.

Schließlich wollen wir uns die Frage vorlegen, was für Folgen eintreten, wenn beide sensorischen Sprachzentren ausgeschaltet sind. Wir haben dann Wortstummheit vergesellschaftet mit Worttaubheit vor uns — die letztere zum Unterschied von der Wortstummheit infolge Ausschaltung des motorischen Sprachzentrums.

Diese Darlegungen, die sich bei weiterem Eindringen in klinische Beobachtungen an Fällen von Störungen aller Art in Gebieten, die Beziehung zum Sprech-, Lese- und Schreibakt bzw. zu den sensorischen und motorischen Vorgängen des musikalischen Gebietes haben, in vieler Hinsicht vertiefen ließen, und die uns zugleich offenbaren würden, wie kompliziert die Verhältnisse nach vielen Richtungen liegen, mögen genügen, um als Grundlage zum Verständnis des Zustandekommens der genannten Leistungen zu dienen. Unsere Aufgabe ist es, jene Experimente, welche die Natur z. B. in Gestalt von Veränderungen in bestimmten Geweben hervorruft, mit allen ihren Folgeerscheinungen genau zu studieren und die erhaltenen Befunde in Beziehung zu jenen Stellen zu bringen, deren Funktionen eine Veränderung erlitten haben. Nehmen wir dann noch die Erfahrungen, die das Tierexperiment gezeitigt hat, hinzu, und folgen wir den morphologischen Forschungen in ihren Ergebnissen, dann gelangen wir mehr und mehr zu einem in sich abgeschlossenen Bild und erkennen die an bestimmte Stellen des Zentralnervensystems gebundenen Funktionen. Jeder einzelne Fall von Störungen in seinem Gebiete stellt etwas Besonderes dar. Wohl kaum ein Fall gleicht dem anderen ganz. Es rührt dies nicht nur daher, daß die Ursachen der Störungen verschiedene sein können, und ferner von Fall zu Fall verschiedene Stellen getroffen sind, vielmehr kommt sehr wesentlich auch in Betracht, in welcher Art und in welchem Umfang usw. die betreffende Persönlichkeit sich bestimmten Bewußtseinsinhalt angeeignet und verwertet hat. So legt jeder einzelne Fall dem Arzte eine Summe von Fragestellungen vor. Er kann an solchen Fällen Beobachtungen machen, die für die weitere Forschung und die ganze Auffassung von bestimmten Ausfallserscheinungen und damit von bestimmten Funktionen von ausschlaggebender Bedeutung sein können! Es ist deshalb von so großem Werte, daß die Erkenntnis der Funktionen der Organe denkend erworben und begrifflich möglichst weitgehend ausgewertet wird! Nur dann verbleibt das Vermögen des weiteren An- und Ausbaues.

Vorlesung 15.

Schallsinn und Schallempfindung.

(Fortsetzung.)

Die Leistungen des Hörapparates. Theorien des Hörvorganges.

Wir haben nunmehr das Schallsinnesorgan in seinen Einrichtungen kennen gelernt und sind ferner der Hörbahn von den Hörzellen im *Corti*schen Organ aus bis zum zugehörigen, kortikal gelegenen Empfindungszentrum gefolgt. Wir müssen auch beim Vorgang des Hörens scharf zwischen der peripheren Reizübermittlung und der Auslösung bestimmter Empfindungsqualitäten unterscheiden. Die letzteren kommen ausschließlich zentral zustande. Unsere Aufgabe ist es nun, jene Lücke zu überbrücken, die wir zwischen der Zuleitung von Schallwellen und der Auslösung einer Erregung im Sinnesepithel offen gelassen haben. Ferner müssen wir uns die Frage vorlegen, was unser Hörapparat leistet und insbesondere, welcher Art die akustischen Empfindungen sind. Daran anschließend müssen wir versuchen, Beziehungen zwischen dem objektiven Reiz, eben den Schallwellen bestimmter Art, dem Bau des Sinnesorganes und den zugehörigen Empfindungen aufzufinden.

Wenn wir einer Aufgabe, wie der vorliegenden, gegenüberstehen, dann lenken wir unsere Blicke zunächst nach anderen Sinnesorganen in der Hoffnung, an Hand entsprechender Einrichtungen und Funktionen Anhaltspunkte für eine Erklärung der festzustellenden Vorgänge zu erhalten. Nun haben wir bereits den Lichtsinn und die Lichtempfindungen kennen gelernt. Wir erfuhren, daß der objektive Reiz und die letzteren in vieler Hinsicht in keinen direkten Beziehungen stehen. So erkannten wir, daß bei der Mischung aller Spektralfarben die Empfindung Weiß entsteht. Sie kommt auch dann zustande, wenn wir zwei Komplementärfarben mischen. Es ist uns nicht möglich, die Anteile, aus denen eine bestimmte Farbe oder Weiß hervorgegangen ist, mittels des Lichtempfindungsapparates zu erkennen. Betrachten wir nun zum Vergleich das, was uns das akustische Empfindungszentrum vermittelt. Wir können Töne, Klänge und Geräusche wahrnehmen. Von grundlegender Bedeutung ist, daß wir in der Lage sind, einen akustischen Reiz, der in Form einer Mehrzahl verschiedenartiger Schallwellen unser Schallsinnesorgan trifft, in seine Bestandteile zu zerlegen. Wir erkennen im Klang die ihn zusammensetzenden Töne. Das Schallempfindungsorgan stellt einen Analysenapparat dar. Auf dieser Feststellung müssen wir aufbauen, wenn wir den Versuch unternehmen, uns das Hören als solches mittels einer bestimmten

Vorstellung verständlich zu machen. Wir erkennen ohne weiteres, daß wir von all dem, was wir bei der Erörterung des Sehens erfahren haben, so gut wie nichts zur Aufklärung des Hörvorganges übernehmen können. Bei ersterem ist es gelungen, photochemische Veränderungen in der Netzhaut in Beziehung zum Sehvorgang zu bringen und solche als reizauslösendes Moment wahrscheinlich zu machen. Wir können dieser Erscheinung im *Corti*schen Organe nichts Entsprechendes gegenüberstellen. Ganz allgemein können wir zunächst zum Ausdruck bringen, daß der Perilymphe zum Teil von seiten der Steigbügelplatte, zum Teil von der Membran des runden Fensters aus und zum Teil auch durch Knochenleitung Stöße — fortgeleitete Schallwellen — übermittelt werden, die in bestimmter Weise auf bestimmte Sinneszellen einwirken und in ihnen einen Zustand schaffen, der die Auslösung einer Erregung bedeutet. An sie schließt sich die Erregungsfortleitung an.

Man denkt ganz allgemein an die Haarzellen, wenn von den Hörsinneszellen gesprochen wird, und zwar schon deshalb, weil sie allein in unmittelbarer Beziehung zu dem Beginn der Cochlearisbahn stehen. Dazu kommt, daß ihre Härchen bei der Reizauslösung eine bedeutsame Rolle spielen könnten. Ihnen direkt benachbart ist nämlich die S. 394 geschilderte Membrana tectoria. Erschütterungen, die sie treffen oder solche, die auf die Basilarmembran einwirken, könnten bedingen, daß ein bestimmter Druck auf die Härchen ausgeübt wird, der zu einer Lageveränderung derselben führt. Es könnte dies der Anlaß zur Auslösung bestimmter Vorgänge in den betroffenen Zellen sein, die jenen Zustand bedingen, den wir den erregten nennen. Er bedeutet vielleicht nichts anderes als eine Selbstregulation gegenüber der eingetretenen Störung eines vorhandenen Gleichgewichtes. Erwähnen wollen wir noch, daß kein Querschnitt des *Corti*schen Organes dem anderen gleich ist. Es ist dies von sehr großer Bedeutung. Es sind vor allem auch die Haarzellen, die ein verschiedenes Aussehen zeigen.

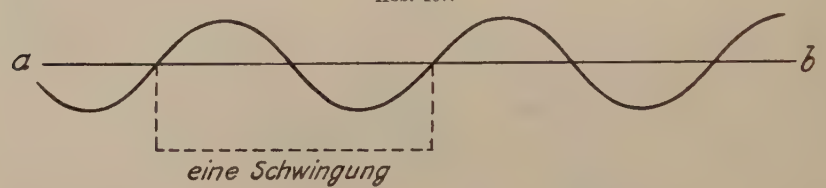
Nach diesen ganz allgemeinen Vorbemerkungen wollen wir uns nun zunächst die Frage vorlegen, was unser Hörapparat in seiner Gesamtheit zu leisten vermag. Es hat keinen Sinn, zunächst eine Theorie des Hörvorganges aufzustellen und erst dann zu überlegen, ob sie den subjektiven Erscheinungen des Hörens gerecht wird. Wir wollen zuerst diese kennenlernen und dann die gewonnene Erkenntnis als Maßstab für die Verwendbarkeit bestimmter Vorstellungen über den Hörvorgang benützen.

Der adäquate Reiz für das akustische Sinnesorgan — die Schallwellen — bewirkt je nach seiner Quantität und Qualität bestimmte Empfindungen. Man hat im besonderen die Ton- und Klangempfindung und diejenige von Geräuschen unterschieden. Vielfach hat man den Knall als eine besondere Art von Hörwahrnehmung besonders herausgehoben[1]). Ein plötzlicher Luftstoß ist die Ursache der Knallempfindung[2]). Geräusche nehmen wir wahr, wenn unregelmäßige, nicht periodische Lufterschütterungen stattfinden[3]). Dabei können auch periodische Wellenbewegungen beigemischt sein. Sie machen sich als Töne oder Klänge bemerkbar. Das Unregelmäßige herrscht jedoch vor. Während Töne und

[1]) Vgl. hierzu *V. Hensen: Pflüger*s Arch. **119**. 249 (1907). — [2]) Vgl. über die Analyse von Geräuschen: *O. Weiss* u. *R. Sokolowsky: Pflüger*s Arch. **180**. 96 (1920). — [3]) Vgl. u. a. *Otto Abraham:* Z. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorg. **51**. (2). 121 (1920).

Klänge gleichmäßige, ruhige Empfindungen auslösen, zeichnen sich die durch Geräusche bewirkten durch ihre Unstetigkeit und Rauhigkeit und durch den beständigen Wechsel aus. Die Grundlage der ganzen Betrachtung der durch Schallwellen hervorgerufenen Empfindungen stellt die vor allem von *H. v. Helmholtz*[1]) betonte und logisch entwickelte Lehre von der Zusammensetzung sowohl der Geräusche als der Klänge aus einfacheren Elementen dar. Klänge lassen sich in bestimmte Töne zerlegen. In den Geräuschen finden sich, wie schon erwähnt, auch solche. Wir können die Klänge als periodische Schwingungen elastischer Körper auffassen, die aus einer Mehrzahl von einfachen Schwingungen zusammengesetzt sind[2]). Die letzteren werden als Töne bezeichnet. Wir haben schon S. 323 erwähnt, daß dem Ton ein Schwingungsvorgang zugrunde liegt, bei dem abwechselnd einer Verdichtung eine Verdünnung von Luft folgt, und zwar sind es rhythmisch pendelförmige Schwingungen mit Sinuscharakter, welche die Empfindung eines Tones zur Folge haben. Wir unterscheiden subjektiv bei der Tonempfindung die Tonhöhe und die Tonstärke. Objektiv liegt der ersteren die Anzahl der Schwingungen in der Sekunde und der letzteren die Schwingungsamplitude zugrunde. Betrachten wir zunächst jenen

Abb. 197.



physikalischen Vorgang, welcher der einfachen Tonempfindung entspricht. Wir können ihn versinnbildlichen, indem wir die Schwingungszeiten auf einer Abszisse und die in jedem Augenblick vorhandene Schwingungsamplitude auf einer Ordinate eintragen. Wir erhalten dann eine einfache Sinuskurve, wie sie in Abb. 197 dargestellt ist. Wir erkennen ohne weiteres, daß — von der Absziß *a b* aus betrachtet — Wellenberg und -tal sich decken, d. h. es entsprechen die Amplituden, welche die Verdichtung der Luft darstellen, genau jenen, welche die Luftverdünnung wiedergeben. Es sind auch die Zeiten, die der erstere und der letztere Vorgang in Anspruch nehmen, genau gleich groß. Es treffen somit bei Schwingungen der genannten Art, die von einem elastischen Körper auf die benachbarte Luft übertragen werden, abwechselnd Luftverdichtungen und -verdünnungen auf unser Gehörorgan, d. h. auf das Trommelfell und die Kopfknochen (und natürlich auch auf andere Körperteile, von denen jedoch ein Erfolg im Sinne einer Schallempfindung nicht in Frage kommt, weil Perzeptionsorgane und Erregungszuleitungswege zum Schallempfindungszentrum fehlen). Es wird der Schallsinnesapparat von Luftdruckschwankungen getroffen, die

[1]) Vgl. hierzu das klassische Werk von *Hermann v. Helmholtz:* Die Lehre von den Tonempfindungen. 6. Aufl. Fritz Vieweg & Sohn, Braunschweig 1913. — [2]) Wir wollen hier mit voller Absicht nur diejenigen Ergebnisse der physikalischen Akustik kurz streifen, die für das Verständnis einer Hörtheorie unbedingt notwendig sind und verweisen im übrigen auf die Lehrbücher der Physik. Besonders empfohlen sei *Otto Fischer:* Medizinische Physik. S. Hirzel, Leipzig 1913.

einen periodischen Charakter haben. Es ist von sehr großem Interesse, welch geringe Energiemengen genügen, um eine Schallempfindung auszulösen. So beträgt die Arbeit in Erg (= jene Arbeit, die geleistet wird, wenn 1 *mg* um 1 *cm* hoch gehoben wird) ausgedrückt für einen Ton einer Schwingungszahl von 50 $3{\cdot}2.10^{-4}$, von 100 $1{\cdot}4.10^{-6}$, von 200 $1{\cdot}2.10^{-8}$, von 6400 $8{\cdot}0.10^{-12}$ und von 12800 $9{\cdot}0.10^{-11}$ [1]). Die kleinsten, noch Schallempfindungen hervorrufenden Amplituden betragen für c^1 1·27 $\mu\mu$, für g 0·65 $\mu\mu$, für c^2 0·49 $\mu\mu$ [2]). Es sind somit außerordentlich kleine Bewegungsvorgänge, die für die Auslösung von Erregungen im Hörapparat ausreichen. Es sei hier gleich angefügt, daß wir von etwa 16 Schwingungen in der Sekunde an bis zu 20000 Tonempfindungen haben. Es gilt dieser Umfang an Schwingungszahlen, die solche auslösen, allerdings nicht für jedes Lebensalter, vielmehr erfolgt mit zunehmendem Alter eine Einschränkung, und zwar in dem Sinne, daß mehr und mehr die obere Grenze für die Tonwahrnehmung tiefer rückt. Mit 35 Jahren ist die obere Hörgrenze auf etwa 15000 Schwingungen, mit 47 Jahren auf etwa 13000 Schwingungen eingeschränkt [3]). Der Schwingungsbereich, der für unser Schallorgan in Frage kommt, umfaßt somit im Maximum elf Oktaven, wovon jedoch in der Musik nur etwas über sieben zur Verwendung gelangen. Vergleichen wir die Leistung unseres Gehörapparates mit jener des für Lichtenergie empfänglichen, d. h. mit dem Sehapparat, dann ergibt sich eine außerordentlich große Überlegenheit des ersteren, denn der letztere reagiert nur in einem Schwingungsbereich von rund einer Oktave. In der Praxis bedeutet schon der Umstand, daß von bestimmten Schwingungszahlen an die Möglichkeit der Tonwahrnehmung an einen geringen Abstand vom Ohre gebunden ist, eine Einschränkung des vom Gehörapparat aus verwendbaren Schwingungsbereiches. So wird z. B. dis ^{7} in einer Entfernung von 3 *m* vom Ohre noch gehört, dagegen ein um $^1/_4$ Ton erhöhter nur noch von 1 *cm* Abstand aus.

Damit ein Ton (bzw. ein Klang oder ein Geräusch) zur Wahrnehmung gelangt, muß die ihm zugrunde liegende Schwingung einen bestimmten Grad der Intensität aufweisen, d. h. es muß die Reizschwelle erreicht sein. Wir haben ihrer schon oben gedacht, ohne sie zu benennen, als wir an einigen Beispielen zeigten, welch geringe Energiewerte schon zur

---

[1]) *M. M. Wien: Wiedemanns* Ann. **36.** 834 (1889); *Wüllner* Festschrift, Leipzig 1905; *Pflügers* Archiv. **97.** 1 (1903). — Vgl. auch *Töpler* und *Boltzmann: Poggendorffs* Annalen. **141.** 321 (1870). — [2]) *Rayleigh:* Proceed. royal soc. London. **26.** 248 (1878); Theorie des Schalles. Fr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1880; Philosoph. mag. (5). **38.** 365 (1894). — *C. K. Wead:* Americ. j. of science. (3). **26.** 177 (1883). — [3]) *Martin Gildemeister:* Z. f. Sinnesphysiol. **50.** 161 (1918). — Vgl. auch *W. Preyer:* Grenzen der Tonwahrnehmung. G. Fischer, Jena 1876; Akustische Untersuchungen. Gustav Fischer, Jena 1879. In beiden Arbeiten findet sich die frühere Literatur. — *F. A. Schulze: Passow-Schäfers* Beitr. **1.** 134 (1908). — *Kalähne: Passow-Schäfers* Beitr. **5.** 157 (1912). — *H. J. L. Struycken:* Ebenda. **3.** 406 (1910); **5.** 1 (1912); **6.** 289 (1913). — *H. Zwaardemaker:* Arch. f. Ohrenh. **32.** 53 (1891); Z. f. Ohrenh. **24.** 280, 303 (1893). — *Bezold:* Z. f. Ohrenh. **23.** 254 (1892). — *Sauveur* hat 1700 mittels einer Orgelpfeife den tiefsten hörbaren Ton festgestellt. — *Chaldni* (Die Akustik. S. 112, 1802) benützte zu seiner Bestimmung Saiten. — *Savart* verwendete 1830 zur Tonerzeugung ein Zahnrad. *Preyer* ersetzte die Zahnradsirenen durch die Löchersirene. Zur Erzeugung höchster Töne benützt man jetzt zumeist die Galton-Pfeife (vgl. *Francis Galton:* Inquiries into human faculty and its development. London 1883). — Vgl. weitere Mitteilungen und weitere Literatur zu diesem Gegenstand bei *K. L. Schäfer* im Handbuch der Physiologie (herausg. von *W. Nagel*). **3.** 476 (1905).

Auslösung einer Schallempfindung ausreichen. In der folgenden Tabelle sind weitere Werte angeführt[1]). Es ergibt sich ohne weiteres aus ihr, daß die Reizschwelle für verschiedene Töne eine verschiedene ist.

Schwingungszahl	In Erg ausgedrückte Schwellenintensität am Ohre	Schwingungszahl	In Erg ausgedrückte Schwellenintensität am Ohre	Schwingungszahl	In Erg ausgedrückte Schwellenintensität am Ohre
50	$3{\cdot}2 \cdot 10^{-4}$	400	$1{\cdot}6 \cdot 10^{-10}$	3200	$2{\cdot}5 \cdot 10^{-12}$
100	$1{\cdot}4 \cdot 10^{-6}$	800	$8{\cdot}0 \cdot 10^{-12}$	6400	$8{\cdot}0 \cdot 10^{-12}$
200	$1{\cdot}2 \cdot 10^{-8}$	1600	$2{\cdot}5 \cdot 10^{-12}$	12800	$9{\cdot}0 \cdot 10^{-11}$

Es zeigen sich übrigens für die „Hörschärfe“ individuelle Unterschiede. Sie ist ferner für beide Ohren ein und desselben Individuums nicht immer gleich. Unter gewissen Verhältnissen — Fazialislähmung und damit verbundener Ausschaltung der Wirkung des M. stapedius (vgl. dazu S. 337) — kommt es zu einer Hyperakusis. Es werden z. B. tiefe Töne von einer größeren Entfernung aus gehört als sonst. Es beruht diese Erscheinung offenbar auf einem Fortfall von unter normalen Verhältnissen vorhandenen Dämpfungen. Viel häufiger ist die Hypakusis, die mannigfaltige Ursachen haben kann. Es ist von größter Bedeutung, daß eine solche für bestimmte Töne vorhanden sein kann, und zwar bis zur Aufhebung jeder Hörwahrnehmung, während für andere Töne das Hörvermögen weniger herabgesetzt oder gar nicht verändert ist. Diese Beobachtung hat dazu geführt, bei der Prüfung des Hörvermögens und der Hörschärfe, das ganze Gebiet der in Betracht kommenden Tonreihe durchzuprüfen. Es gilt dies natürlich auch für jene Versuche, bei denen die Knochenleitung zur Schallzuführung benützt wird.

Es interessiert uns weiterhin die Unterschiedsschwelle, d. h. das Vermögen, zwei in ihrer Schwingungszahl sich naheliegende Töne zu unterscheiden, kennen zu lernen. Es ist leicht verständlich, daß die Angaben individuell verschiedene sind. So wird angeführt, daß musikalische und außerdem geübte Personen, Tonhöhen von 500·0 und 500·3, ferner von 1000·0 und 1000·5 Schwingungen in der Sekunde zu unterscheiden vermögen[2]). Bei sehr hohen und sehr tiefen Tönen ist die Unterschiedsschwelle größer[3]). Erwähnt sei noch, daß manche Personen imstande sind, beim Hören eines Tones, ihn mit dem gebräuchlichen Buchstaben zu bezeichnen und umgekehrt bei der Nennung eines Tones ihn wiederzugeben. Manche Individuen können entweder nur das erstere oder das letztere. Bei der Erkennung eines Tones spielt die Klangfarbe eine Rolle. Man hat von einem absoluten Tongehör oder einem absoluten Tonbewußtsein gesprochen[4]). Es findet sich ziemlich selten und ist allem Anschein nach vererbbar.

---

[1]) *M. M. Wien: Pflügers* Arch. **97**. 33 (1903). — *F. W. Kranz* [Physic. Rev. (2). **17**. 384 (1921)] gibt um etwa 10^4mal größere Empfindlichkeitswerte als *Wien* an. — Vgl. auch *A. Michotte:* Arch. néerl. de physiol. **7**. 579 (1922). — Vgl. über frühere Literatur *H. Zwaardemaker* u. *F. H. Quist:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 367 (1902). — [2]) In neuerer Zeit sind noch feinere Unterschiede bei großer Übung festgestellt worden. Vgl. *V. O. Knudsen:* Physical review. **21**. (2). 84 (1923). — *Fletcher:* J. of Franklin Inst. **196**. 289 (1923). — *Wegel:* Proceed. of the nat. acad. of sciences. **8**. 155 (1922). — [3]) *W. Preyer:* Grenzen der Tonwahrnehmung. 26 ff. G. Fischer, Jena 1876. Hier findet sich auch die ältere Literatur. — *Luft: Wundts* philos. Studien. **4**. 511 (1888). — Vgl. auch *M. Meyer:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **16**. 352 (1898). — *H. Marx:* Intern. Zbl. f. Ohrenh. **18**. 113, 185 (1921). — [4]) Vgl. hierzu *Stumpf:* Tonpsychologie. 1890. — *J. v. Kries:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **3**. 257 (1892). — *O. Abraham:* Das absolute Tonbewußtsein. Sammelbände der internat. Musikgesellsch. **3** (1901/02).

Angefügt sei hier die Beobachtung, daß die Töne je nach ihrer Lage, bestimmte subjektive Erscheinungen hervorrufen[1,2]). Die tiefen Töne haben etwas Massiges, Gewaltiges und zugleich Weiches, die hohen dagegen erscheinen dünn und zugleich scharf. Diese besonderen Empfindungsqualitäten hängen offenbar mit den verschieden starken Empfindungsintensitäten bei verschiedenen Tönen zusammen. Höhere Töne besitzen eine relativ größere Intensität als die tieferen.

Erwähnt sei noch, daß bei der Untersuchung des Unterscheidungsvermögens für Tonstärken, wobei es sich also darum handelt, einen mit bestimmter Intensität erklingenden Ton von einem solchen zu unterscheiden, dessen Schwingungsamplitude größer oder kleiner ist, gefunden wurde, daß im großen und ganzen das S. 24 erörterte *Weber*sche Gesetz Geltung hat[3]). Schließlich ist auch geprüft worden, wie groß die Dauer eines physikalischen Tones sein muß, um eine Schallempfindung auszulösen[4]). Die Erfahrung zeigt, daß sie ein gewisses Minimum überschreiten muß, damit es zur Auslösung einer entsprechenden Empfindung kommt Man hat von einer Dauerschwelle gesprochen[5]). Es bedurfte vieler Versuche, um Klarheit darüber zu erhalten, wie klein die Anzahl der Schwingungen sein darf, um eben noch eine Tonwahrnehmung zu ermöglichen. Es zeigte sich, daß bereits eine einzige Schwingung genügt[6]).

Aus den vorliegenden Darlegungen erkennen wir, daß bei jedem Sinne die gleichen grundlegenden Fragestellungen wiederkehren. Es interessiert uns in jedem Falle die Reizschwelle[7]) und die Unterschiedsschwelle kennen zu lernen. Darüber hinaus möchten wir in Erfahrung bringen, ob wir über den Verlauf des Erregungsvorganges Anhaltspunkte besitzen. Es sei in dieser Hinsicht an den Lichtsinn erinnert. Wir legten uns auch bei ihm die Frage vor, ob die durch Lichtreize hervorgerufene Erregung plötzlich zustande kommt und ebenso rasch wieder verschwindet. Wir erfuhren, daß das nicht der Fall ist und fanden dann enge Beziehungen des Erregungsverlaufes zu mancherlei Erscheinungen auf dem Gebiete des Sehens, insbesondere zu den positiven Nachbildern. Auch beim Schallsinn sind die gleichen Probleme erforscht worden. Das Ergebnis derartiger Studien war,

---

[1]) Vgl. hierzu *Stumpf:* Tonpsychologie. **2**. 531 (1883). — *H. v. Helmholtz:* Lehre von den Tonempfindungen. l. c. 290. — Vgl. auch *Bosanquet:* Philosoph. mag. (4). **44**. 381 (1872). — *Charpentier:* Arch. d. physiol. norm. et path. 496 (1890). — *Max M. Wien: Pflüger*s Arch. **93**. 1 (1903). — [2]) *Stumpf* [Tonpsychologie. **2**. 528 (1883)] hat von einer Tonfarbe gesprochen. Wir wollen diesen Ausdruck nicht verwenden, weil er leicht in Beziehung zu der Bezeichnung Klangfarbe gesetzt werden kann. Objektiv kann man an einem Ton nur die Schwingungszahl (Höhe) und die Amplitude (Stärke) unterscheiden. — [3]) Vgl. *M. M. Wien:* Ann. d. Physik und Chemie. N. F. **36**. 843 (1889). — [4]) Vgl. *Savart:* Ann. de chim. et physiques. **44**. 348 (1830). — *Villari* u. *Marangoni:* Il nuovo cimento. **28**. (1). I. 382 (1868/69). — *Mach:* Lotos. **23**. 146 (1873). — *S. Exner: Pflüger*s Arch. **13**. 232 (1876). — *J. v. Kries* u. *F. Auerbach:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 297 (1877). — *Pfaundler:* Wiener Sitzungsber., math.-physik. Kl. **76**. (2). 561 (1878). — *Kohlrausch: Wiedemann*s Ann. **7**. 335 (1879); **10**. 1 (1880). — *R. Schulze: Wundt*s philos. Studien. **14**. 487 (1898). — *Abraham* u. *Brühl:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **18**. 177 (1898). — [5]) Vgl. *K. L. Schaefer* im Handbuch d. Physiol. l. c. 500. — [6]) *P. Kucharski:* Année psychol. **24**. 151 (1924). — [7]) Erwähnt sei, daß auch beim Schallsinn die Frage aufgetaucht ist, ob es einen Zustand der Nullerregung gibt. Sie ist bis jetzt nicht ganz eindeutig beantwortet. Manche Forscher sind der Meinung, daß es eine absolute „Stille" im Gehörapparat nicht gebe. In diesem Falle würde eine reine Reizschwelle nicht vorhanden sein, vielmehr wäre jede Schwelle als Unterschiedsschwelle zu betrachten. Vgl. hierzu das gleiche Problem beim Lichtsinn S. 148.

daß die Tonempfindung von den ersten Momenten ihres Auftretens an mehr und mehr an Klarheit in bezug auf Tonhöhe und Tonstärke zunimmt. Es findet ein Anklingen der Tonempfindung statt. Bricht der physikalische Ton ab, dann hört die letztere nicht auf[1]). Es zeigt sich vielmehr ein Abklingen. Die Zeit der Nachwirkung einer vorhandenen Tonempfindung läßt sich dadurch feststellen, daß man einem ersten Ton einen zweiten folgen läßt und feststellt, wann eine getrennte Wahrnehmung aufhört, d. h. wann es zu einer Verschmelzung der beiden Empfindungen kommt. Umgekehrt kann man auch feststellen, welches Zeitintervall vorhanden sein muß, um eine getrennte Wahrnehmung von Tönen hervorzurufen. Man hat das Abklingen mit den primären Nachbildern verglichen[2]). Es kommt nun auch vor, daß eine abgeklungene Tonempfindung nach einiger Zeit wieder in Erscheinung tritt[3]). Es kann sich dieser Vorgang wiederholen. Man spricht von sekundären, intermittierenden Nachempfindungen. Diese können in der Tonhöhe gleich oder verschieden von der ursprünglichen Empfindung sein. In der Intensität sind sie zumeist schwächer. Gewöhnlich beginnt die Nachempfindung ganz schwach und schwillt dann an, um sich wieder zu verlieren. Der ganze Vorgang kann unter Umständen bis zu zwei Minuten andauern. Die genannten Erscheinungen werden nur ausnahmsweise beobachtet und können den Nachbildern bei der Lichtempfindung nicht an die Seite gestellt werden.

Läßt man einen bestimmten Ton (es kann auch ein bestimmter Klang oder ein gleichbleibendes Geräusch sein) fortlaufend oder in gleichmäßigen Zeitabständen auf das Ohr einwirken, dann wird er nach einiger Zeit nicht mehr wahrgenommen. Es liegen dieser Erscheinung offenbar ganz verschiedene Ursachen zugrunde. Man hört eine tickende Uhr nach einiger Zeit nicht mehr, wird jedoch sofort auf das Stehenbleiben des Uhrwerkes aufmerksam. Eine mit einem Uhrwerk betriebene Registriertrommel, dessen Ticken gut hörbar ist, vernehme ich nur noch dann, wenn ich meine Aufmerksamkeit auf es lenke. Eines Tages betrat ich den Raum, in dem die Trommel aufgestellt ist, um den Tag und Nacht laufenden Versuch zu kontrollieren. Ich fand alles in Ordnung, war jedoch in mir unerklärlicher Weise beunruhigt. Ich hatte die Empfindung, daß irgend etwas nicht stimme. Erst als ich von dieser Unruhe getrieben das Zimmer wiederholt aufsuchte, um nach einem etwaigen Versagen des Versuches zu forschen, entdeckte ich, daß das Uhrwerk stillstand. Es unterliegt keinem Zweifel, daß sein Ticken, ohne daß mir das zum Bewußtsein kam, immer auf den Hörapparat einwirkte, es bliebe sonst unverständlich, weshalb das Ausbleiben des Tickens als etwas Ungewohntes empfunden wurde. Sicher festgestellt ist, daß, wenn ein Ton längere Zeit mit gleicher Intensität ertönt, dessen Wahrnehmung mehr und mehr verblaßt und schließlich aufhört[4]). Es ist von großer Bedeutung, daß bei einer auch nur geringfügigen Änderung in der Tonhöhe sofort wieder Schallwahrnehmung erfolgt[5]). Es läßt sich zur Zeit nicht sagen, ob das

[1]) *Max Meyer:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **11**. 207 (1896). — *Urbantschitsch: Pflügers* Arch. **25**. 326 (1881). — *Dennert:* A. f. Ohrenheilk. **34**. 161 (1893). — *Abraham* u. *Schäfer:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **20**. 408 (1899). — [2]) Vgl. hierzu *H. G. Bishop:* Americ. j. of psychol. **32**. 305 (1921). — [3]) *Urbantschitsch: Pflügers* Arch. **24**. 585 (1881); **25**. 335 (1881). — [4]) Vgl. hierzu *S. P. Thompson:* Philos. mag. (5). **12**. 354 (1881). — *Scripture* u. *Smith:* Studies from the Yale psychol. lab. **2**. 112 (1894). — *Urbantschitsch:* Arch. f. Ohrenh. **19**. 45 (1883). — *Schäfer* im Handbuch der Physiol. (herausgeg. v. *Nagel*). **3**. 509 (1905). — [5]) *Pierre Schnyder:* Z. f. Biol. **81**. 276 (1924).

Aufhören der Ton- oder Schallempfindung durch periphere oder aber ausschließlich zentrale Vorgänge bedingt ist. Man hat von einer Ermüdung gesprochen. Es ist jedoch besser, diesen Ausdruck zu vermeiden. Es ist z. B. denkbar, daß eine Abblendung der Erregungszuleitung in peripheren Gebieten der Hörbahn erfolgt. Unwillkürlich denkt man auch an Erscheinungen, wie wir sie beim Lichtsinn kennen gelernt haben. Wir erkannten, daß z. B. die Wahrnehmung einer Farbe von mancherlei Momenten abhängig ist und unter anderem Umstimmungen der Netzhaut möglich sind. Es ist naheliegend, auch beim Schallsinn an Beeinflussungen jener Anteile des ganzen Apparates zu denken, die von den Schallwellen in Erregung versetzt werden. Für derartige Annahmen konnte jedoch bis jetzt kein Beweis erbracht werden.

Von großem Interesse für die Auffassung jener Vorgänge, die Schallempfindungen bestimmter Art auslösen, ist einerseits die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Schallwellen in den verschiedenen in Betracht kommenden Medien und andererseits die Länge der Wellen. In der Luft beträgt die erstere 332·6 *m* in der Sekunde. Im Wasser pflanzen sich die Schallwellen in der Sekunde um etwa 1500 und im kompakten Knochen um etwa 3200 *m* fort. Je dichter das Medium ist, um so größer ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit für Schallwellen. Aus ihr läßt sich bei bekannter Schwingungszahl in der Sekunde die Wellenlänge des einzelnen Tones berechnen. Es seien im folgenden einige Werte angeführt[1]). Sie beziehen sich auf die Verhältnisse bei der Leitung der Schallwellen in der Luft.

Ton	Schwingungszahl	Wellenlänge	
C_2	16·5	20·16	*m*
C_1	33	10·08	„
C	66	5·04	„
c	132	2·52	„
c^1	264	1·26	„
c^2	528	0·63	„
c^3	1056	0·315	„
c^4	2112	0·1575	„
c^5	4224	0·07875	„
c^6	8448	0·039375	„
c^7	16896	0·0196875	„

In anderen Medien als der Luft zeigen die Wellenlängen entsprechend der veränderten Fortpflanzungsgeschwindigkeit andere Größenverhältnisse. So ist die Wellenlänge bei C_2 im Wasser etwa 100 *m* und die der höchsten wahrnehmbaren Töne etwa $6^1/_2$ *cm*.

An Klängen kann subjektiv, außer der Höhe und Stärke, noch etwas weiteres wahrgenommen werden, nämlich die Klangfarbe. Wir können zwei Klänge in gleicher Stärke und Höhe, die von verschiedenen Instrumenten hervorgebracht werden, unterscheiden. Jedes davon verleiht den Klängen eine für es charakteristische Klangfarbe. Es ist die Art der Zusammensetzung eines Klanges aus einfacheren Bestandteilen — einfachen Sinusschwingungen —, die zu einer bestimmten Schwingungsform

[1]) Vgl. hierzu *Fritz Specht:* Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilkd. **114.** 3 (1925).

führt. Beim Zusammenschwingen mehrerer Töne bestehen zunächst zwei Möglichkeiten. Es beginnen die den einzelnen Tönen entsprechenden Schwingungen gleichzeitig, d. h. es ist kein Phasenunterschied vorhanden, oder aber es bestehen solche. Es ist klar, daß der letztere Fall außerordentlich viele Möglichkeiten ergibt. Gehen wir von zwei Tönen aus, deren Schwingungszahlen sich z. B. wie 4 : 5 verhalten, so ergibt sich für die graphische Darstellung des aus diesen hervorgehenden Klanges die folgende Konstruktion. Wir stellen zunächst durch eine horizontale Gerade die Länge der Klangwelle dar und tragen dann von ihr aus als Abszisse die beiden Sinuskurven auf, und zwar für den einen Ton die vier und für den andern die fünf auf einander folgenden Sinuswellen. Der erstere stellt den tieferen und der letztere den höheren Ton dar. Für jeden Punkt der Abszisse wird dann die algebraische Summe der in ihm zusammenfallenden beiden Tonordinaten aufgesucht und als Lot aufgetragen. Die freien Endpunkte dieser Lote verbinden wir dann durch eine Linie. Sie stellt die Klangkurve dar.

Im vorliegenden Falle haben wir vorausgesetzt, daß die beiden Sinuskurven gemeinsam beginnen, und der Endpunkt der vierten Welle (des tieferen Tones) und derjenige der fünften Welle (des höheren Tones) zusammenfallen. Es würde somit Phasengleichheit bestehen. In Abb. 198[1]) sind aus den zugehörigen Sinuskurven bzw. Tonkurven gewonnene Klangkurven dargestellt, wobei zwischen den beiden Tönen, deren Schwingungszahlen sich wie 1 : 2 verhalten sollen, ein Phasenunterschied besteht, und zwar beträgt er im gewählten Beispiel 0, $^1/_4$, $^3/_4$ der Länge der kürzeren Welle. Man erkennt ohne weiteres, daß in jedem Einzelfalle die Klangkurve eine andere Form aufweist. Stellt man sich nun vor, daß in Klängen nicht nur zwei, vielmehr bedeutend mehr Einzeltöne zusammenklingen und zwischen allen diesen Phasenunterschiede bestehen können, dann wird verständlich, weshalb die Anzahl der Klangkurven unendlich groß ist. Es hat vor allem *Helmholtz* dargetan, daß die verschiedene Schwingungsform allein nicht maßgebend für die Klangfarbe ist. In der Tat kann trotz Verschiedenheiten in ihr die gleiche Klangfarbe hervorgerufen werden. Das Bestimmende für die letztere ist die Zusammensetzung des Klanges an einfachen Anteilen, an Tönen. Die Schwingungsform stellt ein sekundäres Moment dar. Es konnte in der Tat der experimentelle Beweis dafür erbracht werden, daß unser Gehörapparat Unterschiede in der Phasenstellung der Teiltöne nicht erkennt[2]). So ließ man z. B. die Walze eines Phonographen in verkehrter Richtung laufen. Die Klangfarbe blieb unbeeinflußt[3]).

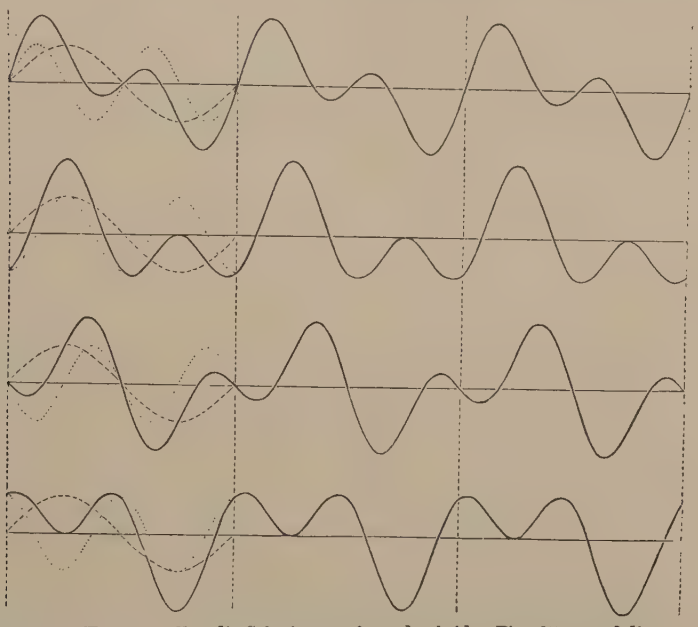
Wir können einerseits Klangkurven, wie eben angedeutet, aus Kurven der Einzeltöne konstruieren und andererseits auch Klänge in ihre Anteile zerlegen. Diese letztere Methode[4]) interessiert uns deshalb so sehr, weil unser Hörapparat die Fähigkeit besitzt, eine Analyse der Klänge zu vollziehen. Es ist verständlich, daß die Möglichkeit, diese auch außerhalb uns in objektiver Weise vornehmen zu können, großen Einfluß auf die An-

---

[1]) Entnommen: *K. H. Schäfer* im Handbuch der Physiol. l. c. S. 513. — [2]) *H. v. Helmholtz*: l. c.; — vgl. auch *Lindig*: In.-Diss. Kiel 1902. — *R. König: Wiedemanns* Ann. **57**. 339, 555 (1896). — *Stumpf:* Ebenda. **57**. 678 (1896). — [3]) *L. Hermann: Pflügers* Arch. **56**. 467 (1894). — [4]) *Fourier* (Théorie analytique de la chaleur. Paris 1822) hat gelehrt, jede Klangkurve auf mathematischem Wege in eine Reihe von Sinuskurven aufzulösen. Diese entsprechen den am Klang beteiligten Einzeltönen.

schauungen über das Zustandekommen des Hörvorganges haben mußte. Es sei an die bekannte Tatsache des Mitklingens von Saiten erinnert, wenn ein Klang ertönt. Man kann aus der Art der in Mitschwingung versetzten Saiten z. B. eines Klaviers, erfahren, welche Teiltöne an der Zusammensetzung des betreffenden Klanges beteiligt sind. Ebenso können wir auf Resonanzkästen angebrachte Stimmgabeln zum gleichen Zwecke benützen. *H. v. Helmholtz*[1]) hat verschiedene sogenannte Resonatoren konstruiert, darunter Hohlkugeln, die zwei Mündungen aufweisen. Die eine wird in den äußeren Gehörgang eingeführt, die andere dient zur Aufnahme von Schallwellen. Jeder einzelne Resonator weist eine Reihe von Eigentönen auf, von denen der tiefste ganz besonders stark mit dem ihm entsprechenden

Abb. 198.



Die gestrichelten Kurven stellen die Schwingungsform der beiden Einzeltöne und die ausgezogene Kurve diejenige des Klanges dar.

Tone anspricht, wenn ein solcher in der Nähe des Resonators hervorgebracht wird. Ertönt ein Klang, dann läßt sich dieser analysieren, indem man aus einem „Satz“ von Resonatoren diejenigen feststellt, deren Grundton zum Mitklingen gebracht wird. Diese Methode hat freilich nur eine beschränkte Reichweite, weil für die tieferen Töne Resonatoren von sehr großen Ausmaßen gebaut werden müßten und für die höheren außerordentlich kleine.

Unser Gehörorgan leistet in dieser Richtung außerordentlich viel mehr, indem von ihm aus in dem S. 381 erwähnten Bereich Einzeltöne aus Klängen herausgehört werden können. Es ist das große Verdienst von *G. S. Ohm*[2]), das erkannt zu haben (*Ohm*sches Gesetz)[3]). Es sei gleich hervorgehoben, daß

[1]) *H. v. Helmholtz:* Die Lehre von den Tonempfindungen. l. c. 60 ff. — [2]) *G. S. Ohm: Poggendorff*s Annalen. **47**. 465 (1839). — [3]) Vgl. hierzu: *A. Guttmann* und *K. L. Schäfer:* Z. f. Psychol. und Physiol. d. Sinnesorgane. **32**. 87 (1903).

reine Einzeltöne im praktischen Leben keine Rolle spielen. Ja selbst Instrumente, wie die Stimmgabeln, bei denen man vielfach von Tönen spricht, ergeben in Wirklichkeit Klänge. In der Tat haben wir es im wesentlichen mit solchen und mit Geräuschen zu tun. Es ist in jedem Augenblick eine Vielheit von Bewegungsvorgängen, die auf unseren Hörapparat eindringt und einwirkt. Fortwährend wird oder kann aus der Fülle von Klängen dieser oder jener Einzelton herausgehört werden. Die Analyse von Klängen in ihre Einzeltöne hat allerdings ihre Grenzen. Zunächst erfordert sie vielfach Aufmerksamkeit. Wir achten zunächst besonders auf die lauteren Teiltöne und überhören dabei die leiseren. Ferner stört vielfach die Verschmelzung von gleichzeitigen Tönen die Analyse. Sie geht der Konsonanz parallel. So sind Teiltöne, die im Oktaven- oder Quintenverhältnis zu einander stehen, schwer aus einander zu hören. Es ist ferner das Unterscheidungsvermögen für zwei gleichzeitig vorhandene Töne weniger gut ausgebildet als für zwei auf einander folgende.

Der Klang besteht aus einem Grundton und dessen Obertönen. Der erstere ist der tiefste und zumeist auch der lauteste Ton. Er dient zur Bezeichnung der Tonhöhe des Klanges. Die Obertöne zerfallen in harmonische und unharmonische. Bei den ersteren sind die Schwingungszahlen ein Vielfaches von derjenigen des Grundtones. Der erste Oberton hat die Schwingungszahl 2 n (n = diejenige des Grundtones). Für den zweiten ist sie 3 n usw. Es ist somit der erste Oberton die Oktave des Grundtones, der zweite die Duodezime, der dritte die Doppeloktave, der vierte die zu dieser gehörige Durterz usw. Jedes Instrument zeigt eine bestimmte Reihe von Obertönen. Sie ist bei den Klängen der Zungenpfeifen besonders lang, dagegen z. B. bei denen der Stimmgabeln kurz. Bald folgen sich die Obertöne nach der Ordnungszahl lückenlos, bald finden sich nur die ungeradzahligen Teiltöne. Es läßt sich die Klangfarbe jedes einzelnen Instrumentes durch die Zahl, die Reihenfolge und die Stärke der den Grundton begleitenden Obertöne charakterisieren[1]).

Von größter Bedeutung ist, daß jedes musikalische Intervall physikalisch durch das Verhältnis der Schwingungszahlen der beiden es bildenden Töne gegeben ist[2]). Vom physikalischen Standpunkt aus betrachtet, werden zwei Töne, die das Intervall einer Oktave umfassen, nicht durch diese charakterisiert, vielmehr durch das Verhältnis ihrer Schwingungszahlen zu einander. Diese selbst können sich wie 100 : 200 oder 500 : 1000 oder 1000 : 2000 verhalten, stets stehen sie im Verhältnis von 1 : 2, d. h. wir haben es mit einer Oktave zu tun. Daher ist die absolute Höhe der Töne und der Unterschied der Schwingungszahlen gleichgültig, sofern das Verhältnis 1 : 2 aufrecht erhalten bleibt. In der folgenden Tabelle ist das Verhältnis der Schwingungszahlen für einige der wichtigsten konsonanten Intervalle wiedergegeben[2]):

Name des Intervalles	Verhältnis der Schwingungszahlen
Oktave	1 : 2
Quinte	2 : 3

[1]) Vgl. hierzu *H. v. Helmholtz:* l. c. 113 ff. — [2]) Vgl. *Erich Waetzmann:* Die Resonanztheorie des Hörens. S. 23. Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1912.

Name des Intervalles	Verhältnis der Schwingungszahlen
Quarte	3 : 4
Große Terz	4 : 5
Kleine Terz	5 : 6
Große Sexte	3 : 5
Kleine Sexte	5 : 8
Duodezime	1 : 3

Als Ausgangspunkt bzw. Normale für die Bestimmung der Tonhöhe ist der Ton (genannt a_1) von 435 Schwingungen gewählt worden. Von dieser Grundlage aus sind die Schwingungsszahlen der einzelnen Töne einer Oktave in der folgenden Tabelle aufgeführt[1]):

Name des Tones	Schwingungszahl in der eingestrichenen Oktave	Name des reinen Intervalles des Tones gegenüber *c*
c	258,65	Prim
cis	274,03	Übermäßige Prim
des		Kleine Sekunde
d	290,33	Große Sekunde
dis	307,59	Übermäßige Sekunde
es		Kleine Terz
e	325,88	Große Terz
fes		Verminderte Quarte
eis	345,26	Übermäßige Terz
f		Reine Quarte
fis	365,79	Übermäßige Quarte
ges		Verminderte Quinte
g	387,54	Reine Quinte
gis	410,59	Übermäßige Quinte
as		Kleine Sexte
a	**435**	Große Sexte
ais	460,87	Übermäßige Sexte
b		Kleine Septime
h	488,27	Große Septime
ces		Verminderte Oktave
his	517,31	Übermäßige Septime
c		Oktave

In der folgenden Tabelle ist der Klangumfang für die menschliche Singstimme und für einige Instrumente angeführt[2]). Die höchsten und tiefsten erreichbaren Lagen sind fortgelassen. Angegeben ist für die menschliche Stimme etwa der Umfang, der in Chören und für die Instrumente derjenigen, der im Durchschnittsorchester gebraucht wird:

[1]) *E. Waetzmann:* l. c. S. 24. — [2]) Vgl. *Erich Waetzmann:* Die Resonanztheorie des Hörens. S. 25. Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1912.

Bezeichnung des den Klang erzeugenden Instrumentes		Umfang
Menschliche Stimme	Baß	$F—e_1$
	Tenor	$c—a_1$
	Alt	$f—e_2$
	Sopran	$c_1—a_2$
Orgel		$C_2—h_4$
Saiteninstrumente	Klavier	$A_2—a_4$
	Harfe	$H_2—e_4$
	Gewöhnliche 36 Saiten-Zither	$H_1—ais_3$
	Guitarre	$e—d_4$
	Violine (Stimmung g, d_1, a_1, e_2)	$g—e_4$
	Bratsche (Stimmung c, g, d_1, a_1)	$c—c_3$
	Violoncello (Stimmung C, G, d, a)	$C—g_2$
	Kontrabaß (Stimmung E_1, A_1, D, G)	$E_1—a_1$
Holzblase-instrumente	Pikkoloflöte	$d_2—a_4$
	Große Flöte	$c_1—b_3$
	Klarinette in *Es* (Militärorchester)	$g—b_3$
	Klarinette in B	$d—f_3$
	Oboe	$h—f_3$
	Englisch Horn (Althorn)	$f—h_2$
	Fagott	$H_1—c_2$
Metallinstrumente	C-Trompete	$c—c_3$
	Cornet und Piston in C	$e—b_2$
	Horn in F	$H_1—f_2$
	Tenorbaßposaune	$C—b_1$
	Tuba in B (Baßtuba, Bombardon)	$Es_1—b$
	Pauken	$F—fis$.

Es können nun aus verschiedenen Ursachen sogenannte sekundäre Klangerscheinungen zu Tage treten, sei es, daß z. B. bei einem Einzelton die Amplitude nicht konstant bleibt oder zwei Töne, zwar die gleiche Schwingungszahl besitzen, jedoch gegeneinander verstimmt sind. Es tritt dann eine Empfindung auf, die durch die „Primärtöne" als solche nicht bedingt wird. Hierher gehören die Schwebungen, die Kombinationstöne und die Variations- und Unterbrechungstöne[1]). Die ersteren erscheinen als rhythmisches An- und Abschwellen des Tones. Die Anzahl der Schwebungen in der Sekunde ist gleich dem Unterschied in den Schwingungszahlen der Primärtöne[2]). Bietet man dem Ohr zwei Töne genau gleich dar, und erhöht oder vertieft man dann den einen Ton mehr und mehr, dann erhält man eine ganze Reihe von Eindrücken von Schwebungen mit verschiedener Schnelligkeit der Folge. Sehr schön lassen sich Schwebungen beobachten, wenn zwei Saiten auf einen Ton „gestimmt" werden

[1]) Vgl. zu den sekundären Klangerscheinungen die ausgezeichnete Darstellung von *Erich Waetzmann:* Die Resonanztheorie des Hörens. Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1912. — [2]) Vgl. hierzu u. a. *A. Kreidl* und *S. Gatscher: Pflügers* Arch. **185**. 165 (1920); **190**. 106 (1921). — *Eberhardt:* Psychol. Forschungen. **2**. 336 (1922).

sollen, und wir uns der Übereinstimmung beider nähern. In Abb. 199, S. 392[1]) ist eine „Schwebungskurve" dargestellt. Sie läßt die Sinuswellen und die Klangwelle zweier Töne vom Schwingungszahlenverhältnis 8:9 erkennen. Die Wellen *a* bis *h* stellen das Maximum der Schwebung dar. *M* bezeichnet das Minimum.

Als Kombinationstöne sind Töne bezeichnet worden[2]), die man gelegentlich zu hören bekommt, wenn zwei verschieden hohe Primärtöne rein abgegeben werden[3]). Man hört dann bisweilen einen dritten Ton, der zu den beiden Primärtönen in einem bestimmten Verhältnis steht. Es sollen diese z. B. 400 und 450 Schwingungen aufweisen. Entweder wird dann ein sogenannter Differenzton zu 50 (450—400) Schwingungen oder aber ein sogenannter Summationston mit 850 (450+400) Schwingungen gehört. An und für sich ist diese Erscheinung sehr überraschend. Es treffen zwei ganz bestimmte Reize das Gehörorgan, und es entstehen an Stelle von zwei Empfindungen deren drei. Es ist jedoch geglückt, zu zeigen, daß der Wahrnehmung von Kombinationstönen objektive Erscheinungen zugrunde liegen[4]), und zwar sind es vorhandene Obertöne[5]), die sie bedingen. Teils ist der Entstehungsort im Instrument gelegen, von dem die Primärtöne ausgehen, oder aber sie entstehen im Schallaufnahme- bzw. -leitungsapparat. Insbesondere scheinen der äußere Gehörgang[6]) und das Trommelfell beteiligt zu sein. Es kommt auch ohne Vorhandensein eines Trommelfelles zur Wahrnehmung von Kombinationstönen[7]). Offenbar vermögen noch andere Anteile des Gehörapparates (Membranen der beiden Fenster u. dgl.) und vor allem auch die Kopfknochen die Bildung von solchen hervorzurufen[8]). Übrigens stellen die Kombinationstöne viel mannigfaltigere Erscheinungen dar, als wir sie hier geschildert haben.

Die Variations- bzw. Unterbrechungstöne lassen sich z. B. dadurch hervorrufen, daß man vor einer klingenden Stimmgabel eine Scheibe mit kreisförmig angeordneten, gleich großen und gleich weit von einander entfernten Löchern kreisen läßt. Passiert eine Öffnung die Gabel, dann wird der Ton wie durch einen Resonator verstärkt[9]). Es entstehen in der Sekunde so viele Tonstöße als Löcher an ihr vorübergeführt werden. Das Wesentliche ist, daß sich die Variationstöne mittels Resonatoren als objektiv vorhanden erweisen lassen[10]).

Besonders hervorgehoben sei noch die Interferenz. Treten zwei Töne von gleicher Höhe und Intensität in Erscheinung, und ist die Phase

---

[1]) Entnommen: *K. L. Schäfer* im Handb. d. Physiol. l. c. **3**. 524 (1905). — [2]) Von *Tartini* (1714) und *Sorge* zuerst beobachtet. — [3]) *Hällström: Poggendorff*s Ann. **24**. 438 (1832). — *H. v. Helmholtz:* Ebenda. **99**. 497 (1856). Die Lehre von den Tonempfindungen. l. c. 253. ff. — *Max Meyer:* Z. f. Psychol. und Physiol. d. Sinnesorg. **11**. 177 (1896); **16**. 1 (1898). — *K. L. Schäfer: Pflüger*s Arch. **78**. 517 (1900); **83**. 76 (1900). — *Krüger: Wundt*s philos. Stud. **17**. 187, 208 (1901). — [4]) Vgl. hierzu u. a. *H. v. Helmholtz:* l. c. — *R. König: Poggendorff*s Ann. **157**. 217 (1876). — *Rücker* und *Edser:* Philos. mag. **39**. 341 (1895). — *K. L. Schäfer: Pflüger*s Arch. **78**. 519 (1900). — *Max Meyer:* l. c. — *Krüger:* l. c. — *L. Hermann: Pflüger*s Arch. **49**. 500 (1891). — *Stumpf:* Tonpsychol. **2**. 255 (1890). — [5]) *Ohm: Poggendorff*s Ann. **47**. 465 (1839). — [6]) *S. Gatscher* und *A. Kreidl:* Zbl. f. Physiol. **34**. 2 (1921). — [7]) *Dennert:* Arch. f. Ohrenh. **24**. 171 (1887). — *K. L. Schäfer: Passow-Schäfer*s Beitr. **6**. 207 (1913). — [8]) Vgl. hierzu *Ph. Brömser:* Z. f. Biol. **71**. 273 (1920). — [9]) Vgl. *Mach:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-naturw. Kl. **53**. (2). 696 (1866). — *Stefan:* Ebenda. **54**. (2). 598 (1866). — [10]) Vgl. *K. Schäfer* und *O. Abraham: Pflüger*s Arch. **83**. 209 (1901); **85**. 536 (1901); **88**. 475 (1902). — *P. Schultze:* Annalen der Physik. **26**. 217 (1908).

der beiden den Tönen entsprechenden Schwingungen entgegengesetzt, dann heben sie sich in ihrer Wirkung auf. Wenn jedoch der Phasenunterschied nicht so ausfällt, daß sich ihr Einfluß auf Luftteilchen vollkommen aufhebt, vielmehr ein solcher vorhanden ist, dann ergibt sich eine je nach dem Phasenunterschied wechselnde mittlere Intensität des Tones. Diese Art der Beeinflussung von Tönen bezeichnet man als Interferenzerscheinung. Dreht man z. B. eine Stimmgabel um ihren Stiel als Achse, dann hört man während einer Umdrehung eine viermalige Schwächung des Tones. Sie kommt durch Interferenz der beiden von den zwei Zinken der Gabel ausgehenden Wellenzüge zustande.

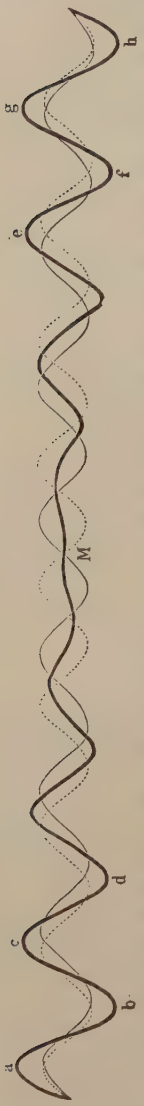


Abb. 199.

Aus den vorliegenden Beobachtungen über sekundäre Klangerscheinungen ergeben sich keine Anhaltspunkte dafür, daß Schallempfindungen und -wahrnehmungen ausgelöst werden, für die objektive physikalische Vorgänge fehlen.

So leicht es ist, Töne und Klänge zu definieren und die letzteren als eine Kombination der ersteren darzustellen, so schwierig ist es, eine eindeutige Erklärung der Geräusche zu geben[1]). Schuld ist daran ihre große Mannigfaltigkeit. Es fehlt der Empfindung eines Geräusches das Einheitliche, Glatte, Andauernde, der Rhythmus, das Melodische, Harmonische. Es gilt jedoch diese Darstellung nur zum Teil, denn es besteht vielfach eine nahe Verwandtschaft zu Tönen und Klängen. Die Geräusche werden je nach der Empfindung, die sie auslösen, verschieden benannt, wobei in ganz charakteristischer Weise verschiedene Vokale gewählt werden. Je tiefer das Geräusch ist, um ein so dunklerer Vokal wird zu seiner Bezeichnung verwendet. Wir sprechen von einem brummenden, knurrenden, polternden, rollenden, sausenden, rauschenden, hauchenden, rasselnden, knarrenden, knatternden, schmetternden, kreischenden, knisternden, klirrenden, zischenden, zwitschernden Geräusch. Wir unterscheiden bei den Geräuschen auch Höhe und Intensität. Vielfach kann man bestimmte Töne heraushören[2]); ferner kann man sie mittels Resonatoren nachweisen[3]). Besonders interessant sind Übergänge von Tönen in Geräusche, und zwar gelingt dies durch starke Verkürzung ihrer Dauer[4]). Auch durch geeignete Kombination von Tönen (Wahl tiefer, benachbarter Töne) lassen sich Geräusche hervorrufen[5]).

Es ist die Frage diskutiert worden, ob die Empfindung von Geräuschen ein besonderes Perzeptionsorgan erfordere. Es liegt für eine solche Annahme kein zwingender Grund vor. Es handelt sich bei der Wahrnehmung von Tönen, Klängen und Geräuschen um eine periphere Reizauslösung und Erregungszuleitung zum kortikalen

[1]) Vgl. u. a. *V. Hensen: Pflügers* Arch. **119**. 249 (1907). — [2]) Vgl. *Stumpf:* Tonpsychol. **2**. 497 (1890). — [3]) *V. Hensen:* Arch. f. Ohrenh. **23**. 80 (1886). — *Mach:* Analyse der Empfindungen. 2. Aufl. 173. G. Fischer, Jena 1900. — [4]) *Kessel:* Arch. f. Ohrenhkd. **18**. 138 (1882). — *Dennert:* Arch. f. Ohrenhkd. **29**. 82 (1890); **41**. 111 (1896). — [5]) *H. v. Helmholtz:* Lehre von den Tonempfindungen. l. c. — *Stumpf:* Tonpsychologie. **2**. 504 (1890).

Zentrum von ganz besonderer Art. Sie bestimmt die Empfindungsqualität und -quantität.

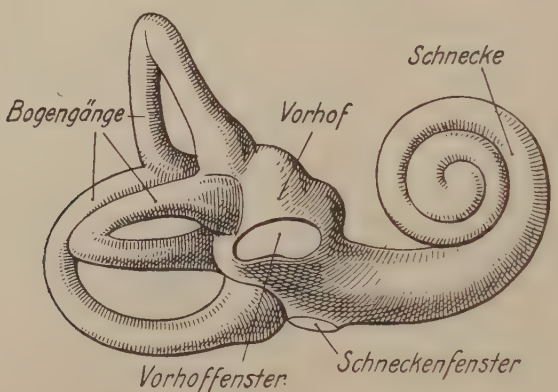
Wir können uns nunmehr, nachdem wir die Besonderheiten des adäquaten Reizes für das Schallsinnesorgan kennen gelernt haben, der Frage zuwenden, welche Vorstellung man sich von jenen Vorgängen machen kann, die zu Schallempfindungen führen. Wir gehen am besten von den folgenden Grundtatsachen aus: 1. es sind Druckschwankungen (Luftverdichtungen und -verdünnungen), die das Reiz auslösende Moment darstellen und 2. der Schallsinnesapparat bewirkt, daß auch dann, wenn Sinusschwingungen in mannigfaltigen Kombinationen zusammen zur Geltung kommen — Klang —, jede einzelne davon sich auswirken kann. 3. Die Empfindungen entstehen zentral. Ihrer Entstehung gehen ganz bestimmte periphere Vorgänge voraus. Es muß im *Corti*schen Organ Stellen geben, die auf mechanische Reize (durch Flüssigkeit übertragene Stöße) mit einer deren Qualität und Quantität angepaßten Erregung antworten und diese auf Nervenbahnen übergehen lassen, die Beziehungen zu jenen zentralen Stellen unterhalten, in denen jene Umsetzungen bewirkt werden, die sich in Form von Empfindungen kund tun. Während wir beim Sehapparat von einer innigen Beziehung der peripheren, Reize perzipierenden Netzhautstellen zu zentralen (Area striata) sprechen konnten, fehlt zur Zeit noch jeder Anhaltspunkt von solchen zwischen bestimmten Anteilen des *Corti*schen Organes und der Rindenhörsphäre, und doch sind sie ohne jeden Zweifel vorhanden. Da wir die Empfindungen als solche nicht objektiv analysieren können und uns zur Zeit jeder Einblick in das Wesen ihrer Entstehungsweise fehlt, verbleibt uns im Wesentlichen als Forschungsmethode das Studium der peripheren Vorgänge. Wir möchten gerne erfahren, an welchen Stellen des Perzeptionsorganes sich die Umsetzung der zugeführten Energie in „Hörenergie" vollzieht.

Wir müssen nun zunächst ohne jede Voreingenommenheit den durch Schallwellen hervorgerufenen Bewegungsvorgängen folgen. Wir sind ihnen bis zum inneren Ohre nachgegangen. Wir stießen jedoch schon bei der Frage ihrer Übertragung auf seinen Inhalt auf gewisse Schwierigkeiten. Wir besprachen die Weiterleitung der Bewegungen des Trommelfelles durch die Kette der Gehörknöchelchen und erfuhren, daß die Steigbügelplatte jenen folgt. Ferner sprachen wir die Luft der Paukenhöhle als Mittel an, um Schallwellen weiterzugeben. In diesem Falle ist es die Membran des runden Fensters, die den durch diese hervorgerufenen Luftdruckschwankungen folgt. Endlich muß auch an die Knochenleitung gedacht werden (vgl. zu diesen Problemen S. 341). Mögen die Verhältnisse im einzelnen nun liegen, wie sie wollen, sicher steht fest, daß die Perilymphe es ist, die den Bewegungsvorgang in irgend einer Form aufnimmt und weitergibt.

Erinnern wir uns nun zunächst der Tatsache, daß nur das ovale Fenster in Beziehung zum Vorhof des Labyrinthes steht, während das runde, auch Schneckenfenster genannte, von jenem abgetrennt ist. Was sind nun die Folgen von Erschütterungen der Perilymphe? Wie weit breiten sie sich aus? Wir wollen zur Beantwortung dieser Frage von der Annahme ausgehen, daß die Steigbügelplatte der Perilymphe bei ihren Bewegungen Stöße erteilt. Bewegt sich die Fußplatte des Steigbügels in der Richtung nach dem Inneren des Vorhofes, dann wird die

Perilymphe unter einen entsprechenden Druck gesetzt. Wir beobachten, daß eine Vorwölbung der Membran des Schneckenfensters nach der Paukenhöhle zu stattfindet. Sie ermöglicht, daß vom Vorhoffenster aus Verschiebungen der Perilymphe möglich sind. Schnecken- und Vorhoffenstermembran stehen in Wechselbeziehungen zueinander. Jeder Bewegung der einen Membran in bestimmter Richtung folgt eine solche der anderen in der entgegengesetzten. Selbstverständlich kann dadurch, daß beide zugleich nach innen geführt werden, bewirkt werden, daß die notwendige entgegengesetzte Bewegung wiederum an beiden sich auswirkt und veranlaßt, daß keine von ihnen jenen Bewegungsvorgang voll ausführen kann, der von außen her veranlaßt war, vielmehr wird in einem solchen Falle jede Membran nur eine Teilbewegung vollziehen können, d. h. mit anderen Worten, es wird die im Gang befindliche Bewegung jeder Membran abgedämpft.

Abb. 200.



Wir haben nun zunächst festgestellt, daß den Bewegungsvorgängen der Membranen, die das Vorhofs- und das Schneckenfenster verschließen, in einem bestimmten Umfange freie Bahn dadurch gegeben ist, daß jeweilen die Membran des anderen Fensters ausweicht. Nun erhebt sich die weitere wichtige Frage, inwieweit die auf die Perilymphe übertragene Bewegung sich auswirkt. Ein Blick auf die Abb. 200[1]) und auf die Taf. XVI, Abb. 1, macht uns ohne weiteres auf die vorliegenden Möglichkeiten aufmerksam. Mit dem Vorhof stehen in Verbindung: die Bogengänge und der Schneckenkanal. Betrachten wir zunächst die ersteren. Sie münden mit je zwei Stellen in den Vorhof. Sie sind in ihrem knöchernen Anteil mit Perilymphe gefüllt. Erfolgt eine Druckschwankung im Inhalt des Vorhofes, so werden die erwähnten beiden Einmündungsstellen der Bogengänge gleichmäßig getroffen, d. h. es liegt kein Grund zu einer Verschiebung des Flüssigkeitsinhaltes innerhalb jener Gebilde vor[2]). Somit kann es auch zu keiner Reizung der in den häutigen

[1]) Entnommen: *Toldt-Hochstetter:* Anatomischer Atlas. 12. Aufl. **3.** Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien 1923. — [2]) Vgl. eine gegenteilige Meinung bei *V. Hensen: Pflügers* Archiv. **119.** 249 (1907).

Bogengängen untergebrachten Sinnesepithelien kommen. Übrigens beschränkt sich die Anteilnahme der den Vorhof ausfüllenden Flüssigkeit an den Bewegungen der Membran des ovalen Fensters auf einen je nach deren Stärke verschieden großen Bezirk, d. h. es ist nicht die ganze Vorhofsperilymphe in Bewegung. Dazu kommt noch, daß die perilymphatischen Räume nicht einheitlich sind, vielmehr sind Septen vorhanden, die der Bewegung der Perilymphe nach dem Labyrinth zu Schranken setzen[1]). In diesem Zusammenhange sei erwähnt, daß ein Übergreifen der Endolymphbewegung im Labyrinth auf die in der häutigen Schnecke enthaltenen durch die große Enge des Ductus reuniens verhindert wird. Es steht ganz offenbar die Schnecke im Wesentlichen unter Druckeinwirkungen von der Perilymphe aus, während die Labyrinthanteile unmittelbaren Endolymphstößen ausgesetzt sind.

Nicht so übersichtlich, wie beim Vorhof und Labyrinth, liegen die Verhältnisse bei der Schnecke. Man könnte bei flüchtiger Betrachtung der anatomischen Verhältnisse auf die Idee kommen, daß der im Schneckenkanal eingeschlossene Flüssigkeitsfaden bei der Einwärtsbewegung der Stapesplatte durch die Scala vestibuli, das Helicotrema und die Scala tympani bewegt wird, und auf diesem Wege ein Ausweichen der Membran des runden Fensters zustande kommt. Ein Blick auf die Taf. XVI, Abb. 1, zeigt uns jedoch, daß diese Vorstellung nicht zutreffend sein kann. Der ganze Vorgang würde sich dann, wie geschildert, abspielen, wenn die beiden Skalen durch eine feste Scheidewand von einander getrennt wären. Das ist jedoch, wie wir S. 346 ff. erfahren haben, nicht der Fall. Es wird eine Einwärtsbewegung der Steigbügelplatte den Inhalt der anschließenden Scala vestibuli unter erhöhten Druck setzen. Das hat zur Folge, daß zunächst der nach dieser gerichtete membranöse Abschluß des Ductus cochlearis nach dem Inneren dieses Ganges bewegt wird. Die Folge davon ist ein entsprechendes Ausweichen der der Scala tympani benachbarten Wand und damit ist die Perilymphe der Paukentreppe erreicht. Der auf sie ausgeübte Druck bewirkt den oben erwähnten Ausgleich in Gestalt eines Nachaußenschwingens der Membran des runden Fensters. Erfolgt die umgekehrte Bewegung, d. h. bewegt sich die Steigbügelplatte nach der Paukenhöhle zu, dann wird der Inhalt der Vorhoftreppe eine Druckentlastung erfahren, und nunmehr folgen die erwähnten Anteile in ihrer Bewegung in entsprechender Weise. Es ist unbestimmt, ein wie großer Anteil der erwähnten membranösen Gebilde von den Druckschwankungen in der Peri- und Endolymphe direkt beeinflußt wird. Auf alle Fälle werden die in der Schneckenbasis befindlichen Gebilde den stärksten Druckeinwirkungen ausgesetzt sein. Bei den außerordentlich kleinen Verhältnissen, die unsere Schnecke darbietet, ist es sehr schwer auszusagen, in welchem Ausmaße Bewegungsvorgänge im Gebiete der membranösen Anteile der Schnecke in Frage kommen. Es gilt dies vor allem auch für die Basilarmembran. Von größter Bedeutung ist dabei ihre Spannung. Wäre sie sehr groß, dann könnte sie mehr oder weniger wie eine unnachgiebige Scheidewand wirken. In der Tat ist sie in radiärer Richtung ziemlich stark gespannt, doch gestattet ihr ganzer Zustand ohne Zweifel ein Ausweichen. Der in der Schneckenkuppel gelegene Anteil der

[1]) Vgl. hierzu *G. Alexander:* Arch. néerl. de physiol. 7. 552 (1922).

Membran dürfte nur ausnahmsweise von Druckschwankungen betroffen werden. Es fehlt hier auch das *Corti*sche Organ. Die Verbindung der beiden Skalen mittels des Helicotremas bedeutet offenbar nur ein Notventil bei ganz besonders starken Druckschwankungen.

Fassen wir alles, was wir eben erörtert haben, zusammen, dann erkennen wir als wesentlichstes Moment, daß die auf die Perilymphe der Schnecke übertragenen Druckschwankungen sich unmittelbar an den membranösen Anteilen derselben auswirken und auch auf die Endolymphe übertragen werden. Es ist klar, daß hierbei die im *Corti*schen Organ vorhandenen Zellen in Mitleidenschaft gezogen werden.

Leider sind wir über die im inneren Ohr und insbesondere in der Schnecke sich auswirkenden Kräfte noch wenig unterrichtet. Wir haben es mit sehr kleinen Verhältnissen zu tun. Vermöchten wir dem Verhalten der Perilymphe während den Bewegungen der Steigbügelplatte und der Membran des runden Fensters zu folgen, und wäre gar das Verhalten der einzelnen Anteile des Ductus endolymphaticus nebst seinem Inhalt der direkten Beobachtung zugänglich, dann vermöchten wir an die Stelle verschiedener Anschauungen über die Übertragung der mit den Schallwellen übermittelten Energie auf das Sinnesepithel eine ganz bestimmte Vorstellung zu setzen. Einstweilen sind wir darauf angewiesen, uns mit verschiedenen Hörtheorien abzufinden. Das bedeutet schon an und für sich, daß noch Unklarheiten herrschen und vor allem keine davon vollständig befriedigt.

Wir beginnen mit der Anschauung, die *H. v. Helmholtz* [1]) über den Hörvorgang entwickelt hat. Jede Hörtheorie muß der Grundtatsache Rechnung tragen, daß pendelförmige Schwingungen als reizauslösendes Moment in Frage kommen, und daß beim Eintreffen einer Kombination von solchen eine Zerlegung des Komplexes in einfache Sinusschwingungen erfolgt. Aus diesem Umstande heraus ergibt sich die grundlegende Fragestellung, in welcher Art und Weise das *Corti*sche Organ die Funktion, als Analysenapparat zu dienen, erfüllt. *Helmholtz* ging von der Tatsache aus, daß sich ein Klang mittels Resonatoren in seine Anteile zerlegen läßt, d. h. es lassen sich Grundton und Obertöne mit ihrer Hilfe erkennen. *Helmholtz* fragte sich nun, ob nicht im *Corti*schen Organ bzw. in der häutigen Schnecke Strukturen vorhanden sind, die im Sinne von Resonatoren wirken könnten. Er sprach zunächst die Pfeilerzellen als solche an. Später entwickelte er die Vorstellung, daß die Radiärfasern der Basilarmembran es seien, die je nach ihrer Länge auf bestimmte Schwingungen ansprechen [2]). Es wäre somit jener Teil des Hörapparates, der auf Schallwellen bestimmter Art primär reagiert, als ein Saitenresonatorenapparat zu bezeichnen. Eine ganze Reihe von Beobachtungen lassen die erwähnte Annahme als durchaus verständlich erscheinen. Die Basilarmembran hat bei uns eine Länge von etwa $33^1/_2$ *mm*. Die Zahl der Fasern beträgt rund 25 000. Die kürzesten davon befinden sich an der Basis der Schnecke und die längsten gegen die Kupula zu. Es verhalten sich die kürzesten zu den

---

[1]) Vgl. *H. v. Helmholtz:* Die Lehre von den Tonempfindungen. l. c. 194. — Schon vor *Helmholtz* ist die Ansicht ausgesprochen worden, daß Anteile der Schnecke auf je einen bestimmten Ton abgestimmt seien und durch diesen in Mitschwingung versetzt würden. Vgl. z. B. *Cotugno:* De aquaeductibus auris humanae internae. Anatomica dissertatio. Neapel 1760. — [2]) Vgl. hierzu auch *V. Hensen* in *Hermanns* Handbuch der Physiologie. 3. 1880; Ber. d. Berliner Akad. d. Wissensch. 24. Juli 1902.

längsten Fasern wie etwa 1 : 12. Nach *Helmholtz* sind zur Unterscheidung von Bruchteilen eines halben Tones für eine Oktave etwa 600 Resonatoren erforderlich, somit für die sieben Oktaven der musikalischen Instrumente etwa 4200 oder für die gesamten elf Oktaven, die wir im besten Falle wahrnehmen können, 6600 Resonatoren. Es würden somit der Zahl nach die erwähnten Fasern vollauf genügen. Als nächste Folge der Annahme, daß die Radiärfasern der Basilarmembran es sind, die in spezifischer Weise auf bestimmte Töne ansprechen, ergibt sich, daß die Vermittlung der Wahrnehmung tiefer Töne von jenen Fasern aus erfolgen müßte, die sich gegen die Schneckenspitze zu finden, während die hohen Töne jene „Saiten" zum Mitschwingen bringen müßten, die in jenem Anteil der Basilarmembran enthalten sind, der sich in der Nähe der Schneckenbasis befindet. Wir wollen gleich anfügen, daß angenommen wird, daß bei den Schwingungen der einzelnen Anteile der Basilarmembran die entsprechenden Hörzellen der Membrana tectoria genähert und von ihr wieder entfernt werden. Dabei treten die Härchen jener Zellen in mehr oder weniger innige Berührung mit jener Membran. Dieser Vorgang der Reibung der Härchen der Haarzellen an der Membrana tectoria soll das reizauslösende Moment darstellen. Man muß sich auch hier, wie beim Lichtsinn, vorstellen, daß zu jeder Haarzelle eine bestimmte Nervenbahn gehört, die ihrerseits mit einer bestimmten Stelle des Rindenhörzentrums in Beziehung steht. Diese wird beim Eintreffen eines bestimmten Erregungsvorganges ein für allemal mit einem bestimmten Empfindungsvorgang antworten.

Wir wollen sofort eines Einwandes gegen die eben geschilderte Vorstellung der Funktion des peripheren Hörapparates gedenken. Die Basilarmembran besteht nicht aus einzelnen, für sich bestehenden Fasern, vielmehr sind diese Anteile einer Membran. Es ist daher nicht möglich, daß sich ein Bewegungsvorgang auf eine so eng begrenzte Stelle, wie sie eine einzelne Faser darstellt, beschränkt. Es kann sich nur um eine mehr oder weniger lokalisierte Bewegung eines Teiles der Basilarmembran handeln. Nun kann man sich ganz gut vorstellen, daß zur Hervorbringung einer Erregung in den Haarzellen der vorhandene Reiz eine bestimmte Größe haben muß und auf diese Weise eine Regelung zustande kommt, d. h. man muß zwischen mehr oder weniger stark mitschwingenden Anteilen der Basilarmembran unterscheiden.

Von den erwähnten Gesichtspunkten aus würde die Klangwahrnehmung in folgender Weise bewirkt werden. Grundton und Obertöne bringen bestimmte Anteile der Basilarmembran zum Mitschwingen. Überall da, wo die Amplituden am größten sind, erfolgen Berührungen zwischen den Härchen von Haarzellen und der in Ruhe in geringem Abstand von ihnen befindlichen Membrana tectoria[1]). Von all den dadurch in Erregung versetzten Zellen wird der Erregungsvorgang mittels der zugehörigen Cochlearisbahnen zentralwärts weitergeleitet. Im kortikalen Hörzentrum werden entsprechende Vorgänge ausgelöst, die einem bestimmten Empfindungs- und Wahrnehmungskomplex rufen. Es kommt zur Wahrnehmung des Klanges mit allen seinen Einzelheiten. Wir können auch hier an eine Projektion der Haarzellen auf die in Betracht kommende Großhirnrinde denken. Es

[1]) Vgl. hierzu *A. Kreidl* und *Y. Yanasse:* Zbl. f. Physiol. **21**. 507 (1907).

muß jede Sinneszelle in dieser ihre zugehörige „Empfindungsstelle“ haben. Diese wiederum sind untereinander in entsprechender Weise verknüpft.

Die von *Helmholtz* entwickelte Resonatorentheorie des Hörvorganges ist von verschiedenen Gesichtspunkten aus einer Prüfung unterzogen worden. Zunächst erfordert sie, daß die Klangfarbenwahrnehmung unabhängig von der Phasenverschiebung sein muß, wenn nur die in Betracht kommenden Teiltöne im Falle gleicher Klangfarbe die gleichen sind. Wir haben schon S. 386 erörtert, daß das der Fall ist. Was die Wahrnehmung der S. 390 erwähnten Schwebungen anbetrifft, so stellt sich *Helmholtz* vor, daß die sie hervorrufenden Töne die entsprechenden Stellen der Basilarmembran in Mitschwingungen versetzen. Nun liegen die die Schwebungen hervorrufenden Töne sehr nahe beisammen. Infolgedessen fallen die mitschwingenden Stellen der Basilarmembran zusammen, und es schwingen die gemeinschaftlichen Anteile im Rhythmus beider Töne. Mit anderen Worten ausgedrückt, es wiederholt sich die Schwebungskurve, die zur Übertragung kommt, in dem betreffenden Anteil der Basilarmembran. Abwechselnd erfolgt ein stärkerer und ein schwächerer Reiz der betreffenden Haarzellen. Entsprechend fällt auch die Erregung schwächer aus. Der Umstand, daß die Schwebungen um so deutlicher in Erscheinung treten, je weniger sich die Töne der Höhe nach von einander unterscheiden, läßt sich gut mit der erwähnten Vorstellung über die Entstehung der Wahrnehmung von solchen in Einklang bringen [1]).

Viel mehr Schwierigkeiten bereitete die Erklärung der übrigen sekundären Klangerscheinungen, jedoch sind sie dadurch erheblich vermindert worden, daß jene alle auf objektiv feststellbare, physikalische Ursachen zurückgeführt werden können (vgl. S. 390ff.).

Von weiteren Beobachtungen, die sich innerhalb des Rahmens der *Helmholtz*schen Hörtheorie verstehen lassen, sei die Feststellung von Toninseln und Tonlücken genannt. Es handelt sich dabei um Personen, die bestimmte Töne nicht hören, während das Hörvermögen für die übrigen vorhanden ist. So wird z. B. ein Fall von Taubheit für hohe Töne beschrieben, bei dem bei der Sektion eine Atrophie des N. cochlearis der ersten Schneckenwindung festgestellt wurde [2]). Stellt man sich vor, daß bestimmte Anteile des *Corti*schen Organes versagen, dann ist nach der oben entwickelten Resonatorentheorie ein entsprechender Ausfall im Hörvermögen zu erwarten. Freilich kann jede Störung im Gebiet: Basilarmembran — Hörzellen — Leitungsbahn — zentrale Anteile der Hörbahn — kortikales Zentrum das gleiche Ergebnis zeitigen. Man hat eine weitere Erscheinung, Diplacusis binauralis dysharmonica genannt, im gleichen Sinne gedeutet. Es handelt sich dabei in gewissem Sinne um eine Verstimmung des Aufnahmeapparates für die Schallwellenreize. Die mit jener Erscheinung behafteten Personen klagen darüber, daß sie vom erkrankten Ohre aus einzelne Töne oder auch Gruppen von solchen zu hoch oder zu tief wahrnehmen — verglichen mit der vom gesunden Ohr aus vermittelten Wahrnehmung [3]). Unter Umständen kommen stark störende Dissonanzen zustande.

---

[1]) Vgl. u. a. *Stumpf:* Tonpsychologie. **2**. 480 (1890). — [2]) *S. Moos* und *H. Steinbrügge:* Zeitschr. f. Ohrenheilkde. **10**. 1 (1880). — [3]) *Gradenigo:* Z. f. Ohrenheilkde. **23**. 251 (1892); Arch. ital. di psich. **4**. 45 (1925). — *E. Berthold:* Arch. f. Ohrenheilkde. **55**. 17 (1902). — Vgl. ferner *K. L. Schäfer* im Handbuch d. Physiol. (herausg. v. *Nagel*) **3**. 566 (1905). — *V. O. Knudsen* u. *G. A. Shambaugh:* Laryngoscope. **33**. 351 (1923).

Es wird angenommen, daß Veränderungen im „Saitenapparat" der Schnecke vorhanden sind und Saiten, die im normalen Zustand auf einen bestimmten Ton mit Mitschwingen reagierten, nunmehr auf einen andern eingestellt sind.

Es wurde ferner bei Hunden die Schnecke auf der einen Körperseite vollkommen zerstört und auf der anderen Seite die Schneckenspitze bzw. die Schneckenbasis verletzt. Im ersteren Fall beobachtete man Taubheit für tiefe und im letzteren für hohe Töne[1]).

Besonders viel versprach man sich von dem Ausfall von Versuchen der folgenden Art: Man ließ einen bestimmten Ton sehr intensiv erklingen und setzte diesem Tiere während längerer Zeit aus. Dann wurden sie getötet und so rasch als möglich die *Corti*schen Organe einer genauen Untersuchung unterworfen[2]). Dabei ergaben sich Veränderungen, die Anteile des genannten Organes betrafen, die für jenen Ton, der angewandt worden war, in Frage kamen. Es besteht keine Einigkeit über die Deutung der erhobenen Befunde. Wichtig ist, daß nach Ausschaltung der Wirkung der Gehörknöchelchen (es genügt die Entfernung des Ambosses) die schädigende Wirkung intensiver Schallreize abgeschwächt bis aufgehoben ist[3]) (vgl. hierzu auch S. 338).

So außerordentlich ansprechend die von *Helmholtz* ausgesprochene Anschauung über die Funktion des Schallsinnesorganes im Sinne eines Klanganalysenapparates in Gestalt eines Resonatorensatzes von bestimmtem Umfange auch ist, so sind doch immer wieder Zweifel an ihr geäußert worden. Zunächst wird bezweifelt, ob, wie *Helmholtz* es sich vorgestellt hat, die angenommenen Resonatoren gleichmäßig, und zwar in einem mittleren Maße, gedämpft sind. Eingehende Versuche und Beobachtungen haben Ergebnisse gezeitigt, die dafür sprechen, daß die Dämpfung der höher abgestimmten Resonatoren geringer und damit ihre Resonanzschärfe größer ist, als die der tief abgestimmten[4]). Neben weiteren kleineren Ausstellungen[5]) ist vor allem immer wieder darauf hingewiesen worden, daß die „Saiten" in der Basilarmembran derart kleine Gebilde darstellen,

---

[1]) *H. Munk:* Sitzungsbericht d. preußischen Akademie der Wissenschaften, Berlin Mai 1881. — *B. Baginsky:* Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. **28** (1883); *Virchows* Arch. **94**. 65 (1883). — Vgl. auch *E. M. Stepanow:* Monatsschr. f. Ohrenheilkde. **22**. 85 (1888). — *C. Conradi:* Arch. f. Ohrenheilkde. **32**. 1. (1891). — Vgl. gegenteilige Beobachtungen und Ansichten bei *O. Kalischer:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 303 (1909). — [2]) *Wittmack:* Z. f. Ohrenheilkde. **54**. 37 (1907); *Pflügers* Arch. **120**. 249 (1907). — *Yoshii:* Ebenda. **58**. 201 (1909). — *v. Eicken:* Verhandl. d. deutsch otol. Gesellsch. Basel 1909; Frankfurt, 414 (1911). — *H. Marx:* Z. f. Ohrenheilkde. **59**. 1. (1909). — *E. P. Friedrich:* Arch. f. Ohrenheilkde. **74**. 214 (1907). — *A. Jähne:* Z. f. Ohrenheilkde. **62**. 111 (1911). — *K. Grünberg:* Z. f. Ohrenheilkde. **62** (1911). — *H. Hössli:* Ebenda. **64**. 101 (1912). — *N. Satoh:* Der histologische Bau der Vogelschnecke und ihre Schädigung durch akustische Reize und durch Detonation. Benno Schwabe & Cie., Basel 1917. — *H. Köhr: Passow-Schäfers* Beitr. **16**. 14 (1921). — Vgl. auch über Schädigungen des *Corti*schen Organes bei Kesselschmieden: *T. R. Rodger:* J. of laryngol. and otol. **38**. 66 (1923). — [3]) Vgl. hierzu *v. Eicken:* l. c. — *H. Hössli:* l. c. — *T. Kato: Pflügers* Arch. **150**. 596 (1913). — [4]) Vgl. hierzu: *Erich Waetzmann: Pflügers* Arch. **123**. 463 (1908); Die Resonanztheorie des Hörens. Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1912. — Vgl. auch *A. M. Mayer:* Sill. journ. (3). **8**. Oktober 1874; **9**. April 1875. — *Cross* und *Goodwin:* Proceed. americ. acad. **27**. 1 (1891). — *O. Abraham* und *L. Brühl:* Z. f. Psychol. und Physiol. d. Sinnesorg. **18**. 177 (1898). — *A. M. Mayer:* Philosoph. mag. **37**. 259, 411 (1894). — *K. Marbe: Pflügers* Arch. **100**. 551 (1903). — *O. Abraham* und *K. L. Schäfer:* Z. f. Psychol. und Physiol. d. Sinnesorg. **20**. 408 (1899). — *O. Abraham:* Ebenda. **20**. 417 (1899). — [5]) Vgl. hierzu u. a. *M. Wien:* Festschrift für *Wüllner:* 28. Leipzig 1905.

daß es kaum möglich sein dürfte, daß sie in Mitschwingung versetzt werden können, vor allem nicht durch tiefe Töne[1]). In der Tat sind die Ausmaße der Radiärfasern sehr gering. Die Breite der Basilarmembran beträgt an der schmalsten Stelle 0·04 *mm* und an der breitesten 0·50 *mm*. Nun ist die Basilarmembran ziemlich stark belastet und in Flüssigkeit eingebettet[2]). Dadurch ist eine Vertiefung der Eigentöne bedingt. Man hat sich auch nach einem Ersatz für die Beteiligung der Basilarmembran am Hörvorgang in Gestalt eines Resonatorensatzes umgesehen und an eine solche der Membrana tectoria gedacht[3]). Sie besitzt auch Faserstruktur[4]).

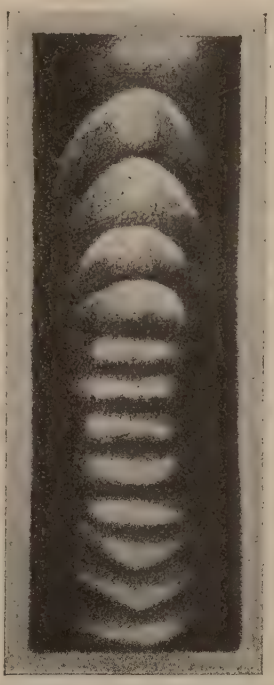
Betrachtet man nicht nur das Schallsinnesorgan des Menschen und anschließend daran dasjenige der Säugetiere, zieht man vielmehr darüber hinaus jene Einrichtungen in Betracht, die sich z. B. bei den Vögeln vorfinden, bei denen eine recht umfangreiche Tongebung vorhanden ist, dann ergeben sich weitere Bedenken gegen die Resonatorentheorie in der von *Helmholtz* ausgedachten Form. Es ist bekannt, daß es möglich ist, bestimmte Vogelarten zur Wiedergabe von Klängen und Geräuschen zu veranlassen. Es sei in dieser Richtung insbesondere auf den Papagei verwiesen, der in ganz besonders hohem Maße befähigt ist, vorgesprochene Worte usw. zu wiederholen, und zwar vielfach in der Ton- und Klanglage entsprechend dem Vorbild. Das bedeutet, daß er in jenem Umfang, in dem er Töne bzw. Klänge wiederzugeben vermag, auch hören muß. Nun haben die Vögel in mehrfacher Beziehung einen anderen Bau des Schallsinnesorganes als die Säugetiere. An die Stelle der Gehörknöchelchen tritt ein einfaches Knöchelchen, die Columella. Vor allem aber zeigt die Schnecke einen anderen Bau[5]). Die Membrana basilaris besitzt nur eine Länge von 2·7 *mm*, während sie bei uns etwa 33·5 *mm* lang ist. Ferner beträgt die Zahl der „Saiten" nur etwa 1200[6]). Vor allem ist wichtig, daß die Fasern der Basilarmembran nicht, wie bei uns, allmählich an Länge zunehmen, je näher sie gegen die Schneckenspitze zu gelegen sind, vielmehr erfolgt bei den Vögeln zunächst eine rasche Zunahme der Länge, dann folgen in einem Umfang, der etwa $^3/_4$ der gesamten Länge der genannten Membran einnimmt, Fasern, die etwa gleich lang sind. Dann schließen sich wieder kürzere Fasern an. Nun brauchen diese Befunde durchaus nicht gegen die Ansichten von *Helmholtz* zu sprechen. Die Vogelschnecke weicht in so vielen Punkten vom Bau der Schnecke der Säugetiere und der unsrigen ab, daß sehr wohl die Möglichkeit einer in manchen Einzelheiten andersartigen Funktion besteht. Immerhin wird man die Ergebnisse vergleichender morphologischer und funktioneller Untersuchungen mit Vorteil für den weiteren Ausbau einer Hörtheorie verwenden können.

---

[1]) Vgl. hierzu *V. Hensen:* Z. f. wissenschaftl. Zool. **13**. 319 (1863). — *A. M. Mayer:* Sill. journ. **8**. 81 (1874). — [2]) Vgl. hierzu die Versuche von *G. Wilkinson:* J. of laryngol. and otol. **37**. 447 (1922). – Vgl. auch *H. Hartridge:* Brit. j. of psychol., gen. sect. **12**. 362 (1922); **13**. 185 (1922). — [3]) *M. Clasing:* Mitt. aus d. Zool. Institut der westfäl. Wilh.-Univ. zu Münster. 7. Heft 1910. — *K. Kishi: Pflügers* Arch. **116**. 112 (1907). — *Geo. S. Shambaugh: Pflügers* Arch. **138**. 155 (1911). — Vgl. auch *Siebenmann* in *Bardeleben's* Handb. d. Anat. d. Menschen. 1900. — [4]) Vgl. hierzu *E. Vasticar:* C. r. de l'acad. des sc. 7. Februar 1910. — *Shambaugh:* Z. f. Ohrenheilkde. **62**. 235 (1912) — [5]) Vgl. hierzu die mit sehr schönen Abbildungen versehene Arbeit von *N. Satoh:* Der histologische Bau der Vogelschnecke usw. l. c. Benno Schwabe & Cie., Basel 1917. — [6]) *A. Denker:* Das Gehörorgan und die Sprechwerkzeuge der Papageien. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1906.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, die Resonatorentheorie durch andere Vorstellungen vom Wesen des Hörvorganges abzulösen. Unter diesen fesselt unser Interesse insbesondere die von *Ewald*[1]) entwickelte Anschauung. Er stellt sich vor, daß auf der Membrana basilaris (in Frage kommt auch die Membrana tectoria)[2]), ein Schallbild entworfen wird. Jedem Ton entspricht ein solches ganz bestimmter Art mit bestimmten Abständen der Knotenlinien und bestimmten Längen der einzelnen Wellenbäuche (vgl. hierzu Abb. 201)[3]). Es sei in dieser Hinsicht an die bekannten *Cladni*schen Staubfiguren erinnert. Stehende Wellen, die sich auf jeder gespannten Membran hervorrufen lassen, bilden die Grundlage von *Ewald*s Hörtheorie. Je nach der Tonhöhe besteht das Schallbild aus längeren oder kürzeren Wellen. Handelt es sich um einen Klang, dann wird auf der Membran ein komplizierteres Bild entworfen, das jedoch wiederum für jede Klangart ganz charakteristisch ist. Das Schallbild eines harmonischen Klanges zeigt ein ruhiges, geordnetes Bild, während bei nicht harmonischen Kombinationen von Tönen ein unruhiges, unregelmäßiges Schallbild zu Tage tritt. Finden sich in der Membran Stellen, die verändert sind, dann reagieren diese nicht in entsprechender Weise. So lassen sich die S. 398 erwähnten Tonlücken auch von der *Ewald*schen Schallbildtheorie aus erklären, ganz abgesehen davon, daß selbst dann, wenn ein Gesamtschallbild auf der Basilarmembran bzw. auf der Membrana tectoria entstehen würde, noch die Möglichkeit von Ausfallserscheinungen dadurch gegeben wäre, daß die Weiterleitung der Erregung unterbrochen ist, oder zentrale „Lücken" bestehen.

Abb. 201.



Schallbild von *a*. Vergrößerte Mikrophotographie einer Schallbildaufnahme mittels einer Kautschukmembran von 0·55 *mm* Breite und 8·5 *mm* Länge.

Die von *Ewald* an Hand von Versuchen, bei denen allerdings die in der Schnecke obwaltenden Bedingungen nicht vollkommen erfüllt waren, in so geistvoller Weise entwickelten Anschauungen über die dem Hörvorgang zugrunde liegenden Geschehnisse im reizaufnehmenden Apparat nehmen unser Interesse aus mehreren Gründen gefangen. Wir erinnern uns unwillkürlich des Netzhautbildes. Dem peripheren Schallbild würde ein zentrales „Schallempfindungs- und -wahrnehmungsbild" entsprechen. Es fehlt zur vollen Auswertung der Ideen *Ewald*s eine ausreichende physikalische Durchdringung des Problems der stehenden Wellen insbesondere in Hinsicht auf die im inneren Ohr vorhandenen Verhältnisse.

---

[1]) *J. Rich. Ewald: Pflüger*s Arch. **76**. 147 (1899); **93**. 485 (1903); vgl. auch Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **53**. (2). 213 (1922). — [2]) *Clasing:* l. c. Zitat 3, S. 400. — *O. Zoth:* Z. f. Psychol. und Physiol. d. Sinnesorg. **55**. 179 (1923). — [3]) Entnommen: *J. Rich. Ewald: Pflüger*s Arch. **93**. 490 (1903).

Wir wollen es unterlassen, auf weitere Hörtheorien einzugehen. Sie lehnen sich entweder an die *Helmholtz*sche Resonatorentheorie oder an die *Ewald*schen Ansichten an[1]). Hinweisen möchten wir nur noch auf den Versuch von *Specht*[2]), ohne Annahme von Mitschwingungen bestimmter Anteile der Basilarmembran oder der Deckmembran und ohne diejenige von Schall- und Klangbildern zu einem Verständnis jener Grundvorgänge zu kommen, die dem ganzen Hörvorgang zugrunde liegen. Er geht von dem Umstande aus, daß der Mittelohrapparat alle Bewegungen verkleinert und zugleich die Drucke verstärkt. Diese letzteren wirken sich im Flüssigkeitsinhalt der Schnecke und des Labyrinthes aus. Er steht während der Einwirkung von Schallwellen unausgesetzt unter Druckschwankungen. Bald erfolgen Stöße, bald Züge, je nachdem die Steigbügelplatte und die Membran des runden Fensters bestimmte Bewegungen ausführen. Es kommt dabei nach der Ansicht von *Specht* höchstens bei den tiefen Tönen zu einer meßbaren Flüssigkeitsverschiebung. Bei so kleinen Verhältnissen wirkt sich eine Druckänderung in der ganzen in Frage kommenden Flüssigkeit einheitlich aus, so daß der an einer Stelle herrschende Druck sich auch an jeder anderen findet. Maßgebend ist nach der Ansicht von *Specht* der Druck- und Zugablauf, der für jeden Ton charakteristisch ist. Das gleiche gilt auch vom Klang. Bei den höchsten Tönen liegen sehr schnell wechselnde Druckschwankungen vor, bei den mittleren etwas langsamer verlaufende und bei den tiefen die am langsamsten ablaufenden. *Specht* stellt sich nun vor, daß im *Corti*schen Organ die für die Reizaufnahme in Betracht kommenden Zellen in ganz bestimmter Weise auf Drucke eingestellt seien, d. h. es müßte ihre Ansprechbarkeit auf Druckreize bestimmter Art eine verschiedene sein. Nehmen wir z. B. an, es fänden Druckschwankungen von $^1/_{1000}$ Sekunden Dauer statt, dann würden alle Anteile im Labyrinth und in der Schnecke den entsprechenden Druckablauf mitgeteilt erhalten. Es würden jedoch nur diejenigen Zellen Veränderungen erfahren, die zur Auslösung des Erregungsvorganges führen, die auf den erwähnten zeitlich festgelegten Druckablauf eingestellt sind. Wieder andere Zellen müßten auf rascher sich vollziehende Druckschwankungen eingerichtet sein, und wieder andere auf langsamer abklingende. Wir hätten somit bei einer Summe von Tönen, zugleich eine Summe von verschiedenen Auswirkungen in bezug auf den zeitlichen Druckablauf und damit eine Auswahl von jenen Zellarten, die auf die bestimmten Druckänderungen mit dem Zustand der Erregung antworten. Der Umfang der Reaktion in der Zeiteinheit — bestimmt durch die Schwingungszeit — würde die Intensität der Tonempfindung vermitteln.

Wir haben mit voller Absicht hervorgehoben, daß es zur Zeit keine auf direkte Beobachtungen gestützte Anschauung über jene Vorgänge gibt, die sich bei der Überleitung der Schallenergie in Sinnesenergie auswirken. Daher kommt es, daß immer wieder Anläufe gemacht werden, um zu Vorstellungen zu gelangen, die einerseits mit der Struktur der im inneren Ohr eingebetteten Gebilde und insbesondere mit dem Bau der häutigen Schnecke und andererseits mit den feststellbaren, so mannigfaltigen

---

[1]) Vgl. u. a. *Max Meyer:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **16**. 1 (1898); **17**. 1 (1898); *Pflüger*s Arch. **78**. 346 (1899); **81**. 61 (1900). — *E. ter Kuile: Pflüger*s Arch. **79**. 146, 484 (1900); **89**. 333 (1902). — [2]) *Fritz Specht:* Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. **114**. 1 (1925).

akustischen Empfindungen[1]) in Einklang stehen und zugleich physikalisch einwandfrei begründet sind. Wir können an Hand der Resonatorentheorie von *Helmholtz* und auch auf Grund der Anschauungen von *Ewald* ein fesselndes Bild der Funktionen des Schallsinnesorganes entwerfen und würden mit einer solchen Schilderung im Augenblick ganz gewiß mehr Befriedigung hervorrufen, als durch die Heraushebung der noch vorhandenen Unsicherheiten. Wir würden jedoch unserer Aufgabe nicht gerecht werden, wenn wir den Anschein erwecken würden, als wäre die Erforschung der Funktionen des Schallsinnesorganes zu einem bestimmten Abschluß gekommen. Die Wissenschaft schreitet unbekümmert um die Meinungen des Tages weiter. Im Brennpunkte der ganzen Forschungen stehen immer Unstimmigkeiten. Sie machen uns auf vorhandene Schwächen von entwickelten Anschauungen aufmerksam. Die Forschung ruht nicht, bis sie beseitigt sind. Dabei kann es leicht vorkommen, daß ganz neue Gesichtspunkte auftauchen. Wir haben in den letzten Jahren Fundamente der Naturwissenschaften wanken gesehen! Wir haben in einer kurzen Zeitspanne tief gehende Umwälzungen unserer ganzen Vorstellungswelt erlebt. Wie viel leichter kann es sich ereignen, daß Anschauungen, die sich an biologisches Geschehen knüpfen, von Grund aus umgestaltet werden! Derjenige, der eindeutige Beobachtungen und Feststellungen vom Gerüstwerk der Hypothesen zu scheiden versteht, wird nie an der wissenschaftlichen Forschung und ihren Ergebnissen irre werden, vielmehr werden für ihn Wandlungen in den Anschauungen selbstverständlich sein und immer wieder die Freude auslösen, Fortschritte der Forschung vor sich zu sehen.

Überblicken wir alles, was wir über die Einwirkung von Schallwellen auf das Schallsinnesorgan wissen, dann können wir zum Ausdruck bringen, daß zweifellos Druckschwankungen bestimmter Art es sind, die das reizauslösende Moment darstellen. Strittig ist schon die Zuleitung der Schallwellen zum inneren Ohr. Wir erkannten, daß Trommelfell, Gehörknöchelchen und Membran des ovalen Fensters eine Einheit darstellen. Schwingungen des Trommelfelles werden verkleinert, jedoch kraftvoller auf die Perilymphe übertragen. Sie kommen in dieser in Gestalt von Druckschwankungen zur Auswirkung. Fraglich ist, ob die Schwingungen sich in Gestalt einer Wellenbewegung in der Perilymphe fortpflanzen und nunmehr bestimmte Anteile des *Corti*schen Organes in Mitschwingung versetzen oder — bildlich gesprochen — ihr Bild auf der Basilarmembran oder der Deckmembran aufzeichnen oder aber, ob Bewegungen unterbleiben, und die Druckschwankungen sich bei den vorhandenen, sehr kleinen Ausmaßen der in Frage kommenden Gebilde rasch allen Stellen unmittelbar mitteilen. Wir haben ferner die Möglichkeit der Übermittlung von Schallwellen durch die Paukenhöhlenluft, wobei die Membran des runden Fensters in Schwingung gerät, zu berücksichtigen und endlich kommt die Leitung durch die Kopfknochen in Betracht, die namentlich bei der Übermittlung der dem einen Ohr zugeleiteten Schallwellen zum anderen von größter Bedeutung ist[2]). Die Vorstellung, daß aus der

[1]) Man hat ausgerechnet, daß der Mensch etwa 300000 Töne nach Stärke und Höhe unterscheiden kann. — [2]) Vgl. u. a. hierzu *H. W. Dove: Poggendorff*s Ann. **107**. 652 (1859). — *G. Th. Fechner* und *W. Preyer:* Wissenschaftl. Brief. 165 (1890). — *Harless: Wagner*s Handb. der Physiol. **4**. 361 (1853). — *E. Bloch:* Z. f. Ohrenheilk.

umgebenden Luft eintreffende Schallwellen auf verschiedenen Wegen und bei den in Frage kommenden Medien auch mit verschiedener Geschwindigkeit beim inneren Ohr anlangen, hat zunächst etwas Verwirrendes an sich. Man denkt unwillkürlich an das Zustandekommen von Interferenzen, die das deutliche Hören unter Umständen beeinträchtigen könnten. Es muß unzweifelhaft ein Ausgleich vorhanden sein, denn wir bemerken von Störungen des Hörens durch Interferenzen nichts. Schon die Kleinheit der in Frage kommenden Gebilde ist deren Zustandekommen nicht günstig.

Nicht unerwähnt wollen wir lassen, daß auch die Idee ausgesprochen worden ist, daß die Analyse der Klänge gar nicht in der Peripherie erfolge, vielmehr im Empfindungszentrum. Hierzu ist zu sagen, daß ganz selbstverständlich die Analyse der Klangempfindung einen zentralen Vorgang darstellt. Damit diese jedoch stattfinden kann, ist es unbedingt notwendig, daß dem Empfindungszentrum qualitativ und quantitativ abgestufte Erregungsvorgänge zugeleitet werden, d. h. es muß im Sinnesorgan alles so geregelt sein, daß von bestimmten Zellen aus in den zugehörigen Nervenbahnen den zugeordneten Stellen der Großhirnrinde Erregungen übermittelt werden, die von diesen letzteren in einer festgelegten Art und Weise beantwortet werden, und diese Antwort ist es, die einer ganz bestimmten Art von Empfindung ruft. Wir gewinnen somit gar nichts an Klarheit, wenn wir die Analyse von Klängen in ihre Bestandteile in das Gehirn verlegen! In der Peripherie erfolgt ohne jeden Zweifel die grundlegende Analyse in Gestalt der Erregung bestimmter Zellarten. Wahrscheinlich wird der spezielle energetische Vorgang, der durch Schallwellen eingeleitet ist, nicht unmittelbar auf die Hörzellen übertragen, vielmehr scheint auch hier ein Mittler vorhanden zu sein, und zwar in Gestalt der Beeinflussung der Härchen jener Zellen. Darüber hinaus besteht die Möglichkeit, daß die von Endolymphe umgebenen, aufgehängten, weder mit der Basilar- noch mit der Deckmembran direkt verbundenen Hörzellen in dem Sinne beeinflußt werden, daß sich Zustandsänderungen etwa in Gestalt von Ionenwanderungen und damit verknüpften Änderungen im Verhalten kolloider Zellinhaltsteilchen vollziehen, die dann ihrerseits Potentialunterschiede herbeiführen [1]). Wir denken dabei einerseits an die photochemischen Vorgänge in der Netzhaut und andererseits an die S. 142 geschilderten Netzhautströme. Leider ist das Schallsinnesorgan direkter Beobachtung nicht so zugänglich, wie die Netzhaut. Es fehlen eindeutige Beobachtungen über etwaige Veränderungen in Anteilen des *Corti*schen Organes während der Schallzuführung. Wir wissen zur Zeit nur soviel, daß manche seiner Anteile so empfindlich sind, daß es sehr schwer hält, beobachtete Veränderungen mit Sicherheit als bei Lebzeiten entstanden anzusprechen [2]). Von größtem Interesse wäre, festzustellen, ob im *Corti*schen Organ Aktionsströme nachweisbar sind, und wie sich diese verhalten. Allen derartigen Forschungen bereitet die Einlagerung des Schallsinnesorganes in das Innere des Felsenbeines die größten Schwierigkeiten.

---

27. 267 (1894). — *L. Mader:* Berichte der Wiener Akad., math.-physikal. Kl. (3). **109** (1900). — *K. L. Schäfer:* Z. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorg. **2**. 111 (1891); Arch. f. Ohrenheilk. **52**. 151 (1901). — *H. Frey:* Z. f. Psychol. u. Physiol. **28**. 9 (1902). — [1]) Vgl. über einen Versuch, den Hörvorgang auf die Ionentheorie aufzubauen: *P. Lasareff: Pflügers* Arch. **193**. 1 (1921); Rev. de laryngol., d'otol. et de rhinol. **46**. 517 (1925). — *P. N. Belikoff:* Ebenda. **209**. 537, 540 (1925). — [2]) Vgl. hierzu *W. Kolmer:* Monatsschr. f. Ohrenheilkunde u. Laryngo-Rhinol. **58**. Heft 6 (1924).

Der schweren Zugänglichkeit des genannten Organes ist es im wesentlichen zu verdanken, daß wir einstweilen nur von Hörtheorien sprechen können und außerstande sind, den mit den Schallwellen verknüpften energetischen Vorgängen bis unmittelbar zum Sinnesepithel zu folgen.

Es verbleiben nun noch einige interessante Probleme zu besprechen! Beim Lichtsinn haben wir bestimmte Beziehungen zur Außenwelt kennen gelernt. Wir haben von einem Lokalzeichen gesprochen und einer Projektion des Gesehenen an eine bestimmte Stelle des Raumes. Wir erkannten, daß jede Netzhautstelle bestimmte Beziehungen zur Außenwelt vermittelt. Wir projizieren das Gehörte auch in diese, sofern die Schallwellen auf dem Luftwege zugeführt werden. Werden die äußeren Gehörgänge mit Wasser gefüllt (Untertauchen in Wasser), dann entsteht die Empfindung, als ob sich die Quelle für jene im Kopfe selbst befinde [1]). Ferner wird die eigene Stimme bei fest verstopften Gehörgängen in den Kopf verlegt. Das gleiche ist der Fall, wenn Schallwellen durch die Kopfknochen (z. B. beim Aufsetzen einer Stimmgabel auf den Kopf) dem Schallsinnesorgan zugeleitet werden (vgl. hierzu S. 341). Liegt die Ansatzstelle der Stimmgabel in der den Kopf vertikal von vorn nach hinten halbierend gedachten Medianebene, dann wird bei jugendlichen Personen der Klang in die Ohren verlegt. Im mittleren Lebensalter erfolgt Lokalisation der Schallquelle in die Medianlinie und zugleich in die Ohren und bei älteren Personen an die Ansatzstelle der Stimmgabel, wobei jedoch individuelle Unterschiede vorhanden sind [2]).

Wir wollen uns auch hier, wie beim Lichtsinn die Frage, ob eine bestimmte Richtungslokalisation für Gehörtes vorhanden ist, vorlegen. Die Beobachtung zeigt zunächst, daß sie sich in ihrer Ausbildung keineswegs mit jener des Sehorganes vergleichen läßt. Bei der Lokalisation im „Schallraume" spielt ohne Zweifel das Hören mit zwei Schallsinnesorganen eine überragende Rolle, und zwar steht die Annahme, daß von beiden Ohren aus wahrgenommene Intensitäts- [3]) und Zeit- [4]) unterschiede [5]) es sind, die zu einer Rechts- oder Linkslokalisation, bzw. allgemeiner ausgedrückt, zu einer bestimmten Seitenlokalisation führen, am besten mit den vorhandenen Beobachtungen in Einklang. Befindet sich die Schallquelle vorn oder hinten, dann ergeben sich beim Versuche, ihre Lage im Raume anzugeben, viele Unrichtigkeiten. Ist sie in der Medianlinie angebracht, d. h. von beiden Ohren gleich weit entfernt, dann werden beide Schallsinnesorgane gleichzeitig und mit gleichmäßiger Schallintensität getroffen. Gehen die Schallwellen von einer links befindlichen Schallquelle aus, dann wird vom linken Ohr aus der Schall intensiver und frühzeitiger wahrgenommen als vom rechten und entsprechend nach links lokalisiert. Nach einer anderen Ansicht sind es Phasenunterschiede, welche die Lokalisation [6]) ermöglichen

---

[1]) *Eduard Weber:* Ber. d. math.-physik. Kl. d. sächs. Gesellsch. der Wissensch. zu Leipzig. **3**. 29 (1851). — [2]) *J. Kessel:* Arch. f. Ohrenh. **18**. 130 (1882). — [3]) Vgl. hierzu *O. Klemm* u. *G. F. Arps:* Psychol. Studien. **8**. 226 (1913). — *A. Kreidl* u. *S. Gatscher:* Zbl. f. Physiol. **34**. 490 (1920). — [4]) *E. M. v. Hornbostel* u. *M. Wertheimer:* Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wissensch. 388 (1920). — [5]) Nach *Brunzlow* [Z. f. Sinnesphysiol. **56**. 326 (1925)] spielen daneben auch qualitative Unterschiede eine Rolle. — [6]) *Rayleigh:* Nature. **14**. 32 (1876); Philosoph. mag. **3**. (5). 456 (1877); **13**. (5). 343 (1882); **13**. (6). 316 (1907); vgl. zu dem ganzen Probleme u. a. *Myers* u. *Wilson:* Proceed. royal soc. London. **80**. A. 260 (1908); J. of psychol. **2**. 363 (1908). — *Stewart:* Physiol. rev. **9**.

und schließlich ist auch an die Mitbeteiligung anderer Sinnesorgane: Labyrinthsinnesorgane, Auslösung von Berührungsempfindungen, gedacht worden, doch vermag keine dieser letzteren Anschauungen für sich allein zu befriedigen [1]). Es ist ganz gut denkbar, daß nicht nur ein einzelnes der genannten Momente in Frage kommt, vielmehr mehrere Anhaltspunkte für die Lokalisation der Schallquelle im Raume verwendet werden, und zwar je nach den vorhandenen Bedingungen verschiedene [2]). Erwähnt sei noch, daß an einen Einfluß der Ohrmuschel auf die Richtungslokalisation gedacht worden ist [3]). Schon *Ed. Weber* [4]) hat einen einfachen Versuch angegeben, der diese Ansicht stützen sollte. Bringt man nämlich die Hände so an die Tragi, daß die Hohlhand nach rückwärts gekehrt ist, dann wird ein von vorne kommender Schallwellenzug als von hinten eintreffend empfunden. Es ist jedoch der Ansicht, daß die Ohrmuschel für die Richtungslokalisation von Bedeutung sei, widersprochen worden [5]). Unter gewöhnlichen Bedingungen wird zur Feststellung des Ortes im Raume, von dem aus Schallwellen eintreffen, der Kopf gewendet, und auf diesem Wege die sicherste Lokalisation, nämlich die Seitenlokalisation „eingeschaltet". Übrigens liegen noch mancherlei Unklarheiten vor. So ist es noch unaufgeklärt, wie die Lokalisation „oben" und „unten" zustande kommt. Ohne Zweifel spielen ganz allgemein bei der Lokalisation der Herkunft von Schallwellen Erfahrungen eine Rolle, die im Laufe der Zeit gewonnen worden sind, und die sich bemerkbar machen, ohne daß wir erkennen, welche Sinnesorgane und Sinneszentren mitwirken. Erfahrungen ermöglichen uns weiterhin Entfernungsschätzungen [6]). Täuschungen ereignen sich dabei leicht.

Vergleichende Versuche über monotisches und diotisches Hören, die ein Analogon zu den Untersuchungen über monokulares und binokulares Sehen darstellen würden, sind aus naheliegenden Gründen nur schwer durchführbar, es sei denn, daß zwei Personen miteinander verglichen werden, von denen die eine auf beiden Seiten normales Hörvermögen hat, während es bei der anderen auf einer Seite fehlt. Man könnte daran denken, durch Verstopfen des einen Gehörganges die Mitwirkung des einen Ohres auszuschalten, doch können wir dadurch die Überleitung von Schallwellen von einer Seite zur anderen durch Kopfknochen nicht ohne weiteres ausschließen (vgl. hierzu S. 342). Unter geeigneten Versuchsbedingungen konnte

(2). 502 (1917); **15**. (2). 425 (1920). — *W. Marx* u. *H. Marx*: *Passow-Schäfers* Beiträge. **16**. 32 (1921). — *R. V. L. Hartley* u. *Th. G. Fry:* Physic. rev. (2). **17**. 532 (1921). — *A. Le Surdo:* Atti d. roy. accad. naz. dei Lincei. **30**. 125 (1921). — *A. Aggazzotti:* Arch. di fisiol. **19**. 33 (1921). — *Th. C. Fry*: Physikal. Z. **23**. 273 (1922); vgl. auch *H. Banister:* Brit. j. of psychol. **15**. 280 (1925). — [1]) Vgl. die umfangreiche Literatur bis 1914 bei *Otto Klemm:* Arch. f. d. gesamte Psychol. **38**. 71 (1918), hier finden sich auch experimentelle Untersuchungen, und bei *A. Kreidl* und *S. Gatscher* im Handbuch der Neurologie des Ohres (herausgeg. von *G. Alexander* und *O. Marburg*). **1**. 412. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1924. — Vgl. auch *R. Allers* und *O. Bénezy:* Z. f. die ges. Neurol. u. Psych. **76**. 18 (1922). — *R. Allers* und *O. Schmiedek:* Psychol. Forschg. **6**. 92 (1924). — [2]) Vgl. hierzu *R. V. L. Hartley* u. *Th. G. Fry:* Physic. rev. **17**. (2). 532 (1921). — [3]) Vgl. u. a. *Kessel:* Arch. f. Ohrenheilk. **18**. 128 (1882). — [4]) *Ed. Weber:* Ber. d. sächs. Gesellsch. d. Wiss., math.-physik. Kl. **3**. 29 (1851). — [5]) *K. Münnich: Passow-Schäfers* Beitr. **2**. 63 (1909). — *H. Franke:* Ebenda. **6**. 219 (1913). — [6]) Vgl. hierzu u. a. *E. Bloch:* Z. f. Ohrenheilk. **24**. 25 (1893). — *H. Werner:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. Erg. Bd. **10**. 75 (1922). — *R. L. Wegel* u. *C. E. Lane:* Physic. review. (2). **21**. 701 (1923). — *E. M. v. Hornbostel:* Psychol. Forschung. **4**. 104 (1923).

gezeigt werden, daß beim Zusammenwirken beider Gehörorgane der Schall lauter erscheint als bei Erregung von bloß einem[1]). Hierher gehört auch die Beobachtung, wonach zwei Schallreize, von denen jeder für sich unterschwellig ist, eine Empfindung auszulösen vermögen, wenn sie diotisch zusammenwirken[2]). Es wäre von größter Bedeutung, wenn in dieser Richtung weitere Forschungen angestellt würden.

Sehr interessant sind Feststellungen der folgenden Art. Werden den beiden Ohren zwei in der Höhe nur wenig verschiedene Töne so zugeleitet, daß das rechte den einen und das linke den anderen Ton empfängt, dann werden Schwebungen wahrgenommen. Diese diotischen Schwebungen unterscheiden sich von den gewöhnlichen monotischen, die durch Zuleitung beider Primärtöne zu einem und demselben Ohr hervorgebracht werden, durch ihren milderen Charakter und dadurch, daß die Grenze, an der sie infolge zu großer Frequenz unhörbar werden, erheblich niedriger liegt[3]), als bei Aufnahme von solchen von einem Ohre aus. Wahrscheinlich entstehen die diotischen Schwebungen in der Weise, daß von jedem Ohr aus durch Knochenleitung Schallwellen auf das andere übergehen.

In diesem Zusammenhang taucht noch ein weiteres Problem auf. Es ist dies die Frage, in welcher Art und Weise bei der Erregungszuleitung zu den miteinander verknüpften Schallempfindungszentren, die mit beiden Schallsinnesorganen in Beziehung stehen, Gewähr dafür gegeben ist, daß eine einheitliche Empfindung entsteht. Beim Lichtsinn haben wir erfahren, daß in beiden Netzhäuten bestimmte Stellen einander entsprechen, nämlich die Deckstellen. Leider vermögen wir nicht auszusagen, ob in beiden Cortischen Organen auch solche „Deckstellen" enthalten sind. Nach der *Helmholtz*schen Theorie müßten das Anteile der Basilarmembran (oder der Deckmembran) sein, die denselben Eigenton aufweisen, d. h. beim gleichen Ton in Mitschwingung versetzt werden. Es müßten dann die entsprechenden Stellen des Empfindungszentrums in einheitlicher Weise antworten. Nun erfuhren wir beim Sehorgan, daß die Möglichkeit der einheitlichen Empfindung auch dann besteht, wenn in beiden Augen Netzhautstellen getroffen werden, die nicht Deckstellen sind, jedoch in der Nähe von solchen liegen. Endlich erkannten wir die Bedeutung der querdisparaten Netzhautstellen für das körperliche Sehen. Sollten nicht auch im Schallempfindungszentrum sich Vorgänge vollziehen, die auf eine Vereinheitlichung von nicht genau gleichen Erregungsimpulsen hinauslaufen? Wir sind uns sehr wohl bewußt, daß es nicht angängig ist, beim Seh- und Hörakt gleiche Verhältnisse vorauszusetzen. Wohl aber dürfen wir auch beim Schallsinn und der Schallempfindung die Frage aufwerfen, ob es berechtigt ist, physikalisches Geschehen und Empfindungsqualitäten in strenger Weise zu verknüpfen. Beim Lichtsinn und der Lichtempfindung erkannten wir, daß ein und derselbe energetische Vorgang je nach dem Zustand der Netzhaut und der zugehörigen Zentren eine verschiedene Empfindung auslösen kann. Wir lernten

---

[1]) Vgl. hierzu *A. Kreidl* und *S. Gatscher: Pflüger*s Arch. **185**. 165 (1920); **190**. 106 (1921); **207**. 85 (1925). — Vgl. auch *v. Hornbostel:* Psychol. Forschungen. **4**. 64 (1923); hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — [2]) *S. P. Thompson:* Philos. mag. **4**. (5). 274 (1877). — [3]) *K. L. Schäfer: Pflüger*s Arch. **61**. 544 (1895). — *Stumpf:* Tonpsychol. **2**. 470 (1890). — Vgl. auch *St. Baley:* Z. f. Psychol. **70**. 321 (1913). — *v. Hornbostel* und *Wertheimer:* Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. **20**. 388 (1920).

vor allen Dingen die große Bedeutung der Adaptation kennen und ferner den Einfluß vorausgegangener Reize und Erregungen.

Das Schallsinnesorgan ist bei uns schon insofern als verschieden vom Lichtsinnesorgan zu betrachten, als die Ohren seitlich stehen und nach ihrer ganzen Anlage als zwei getrennt funktionierende Organe zu betrachten sind, während unsere Augen nach vorne gerichtet und ganz und gar zu einer funktionellen Einheit (motorisch und sensorisch) verknüpft sind. Es ist ferner der folgende Unterschied beider Sinnesapparate von größtem Interesse. Beim Sehapparat haben wir — abgesehen von besonderen Verhältnissen in der Dioptrik und den wenigen Fällen von Störungen der Adaptation und der Farbenempfindung usw. — einheitliche Leistungen. Beim Hörapparat finden sich dagegen außerordentlich große individuelle Unterschiede. Die biologisch bedeutendste Funktion, das Hören von Tönen, Klängen, Geräuschen, ist zwar, wenn nicht Störungen vorhanden sind, allgemein dieselbe, hierzu kommt nun in allen möglichen Abstufungen bis zu höchsten Leistungen die musikalische Empfindung. Sie kann vollkommen fehlen. Ohne jeden Zweifel handelt es sich hierbei um einen verschiedenen Ausbau zentraler Gebilde. Wir haben schon S. 361 hervorgehoben, daß die musikalischen Erinnerungsbilder an einer anderen Stelle „abgelagert" sind, als diejenigen für die übrigen Schallwahrnehmungen. Wir konnten im Rahmen dieser Vorlesungen nur ganz flüchtig auf das Gebiet der Musik eingehen[1]). Wir möchten jedoch nicht verfehlen, zum Ausdruck zu bringen, wie hochinteressant der Umstand von ganz allgemeinen Gesichtspunkten aus ist, daß das Gehirn einer bestimmten Spezies in so verschiedener Weise ausgebildet sein kann, wie es im Vorhandensein oder Fehlen — wobei unendlich viele Zwischenstufen diese Extreme verbinden — von bestimmten zentralen Vorgängen, wie sie den musikalischen Wahrnehmungen zugrunde liegen, in Erscheinung tritt. Fehlt die „musikalische" Empfindung, dann bedeutet das einen vom betreffenden Individuum an und für sich nicht direkt wahrnehmbaren Ausfall. Er ist für die ganze Ausgestaltung des Innenlebens des einzelnen Individuums von der größten Bedeutung. Gestreift sei, daß ähnliche Verhältnisse bei anderen „Talenten" vorliegen. Es sei an das mathematische Talent mit allen seinen Besonderheiten erinnert, ferner an das Zeichen- und Maltalent usw. Auch hier haben wir alle Abstufungen von völligem Fehlen jeder besonderen Anlage bis zu zentralen Organisationen von höchsten Leistungen. Interessant ist, daß bestimmte Talente nicht selten miteinander verknüpft vorhanden sind. So trifft man musikalisches und mathematisches Talent nicht selten zusammen an.

Beim Sehorgan haben wir zahlreiche entoptische Erscheinungen kennen gelernt (vgl. S. 91). Gibt es nun auch entotische Wahrnehmungen? Es sind in der Tat solche bekannt. Sie scheinen alle in Beziehung zum Kreislauf zu stehen (Hören des Pulschlages, sausende Stromgeräusche des Blutes). Das sog. Ohrenklingen wird auf tetanische Spannung des M. tensor tympani oder auch auf die Blutbewegung zurückgeführt.

Schließlich sei noch auf die eigenartige Erscheinung der Verknüpfung von Schall- und Lichtempfindungen hingewiesen — genannt Auditio colorata. Es gibt Personen, bei denen sich mit bestimmten Tönen eine

[1]) Vgl. hierzu: *H. v. Helmholtz:* Die Lehre von den Tonempfindungen. l. c. 385 ff. — *Wolfgang Köhler* im Handb. der Neurologie des Ohres. l. c. 1. 419 (1924). Hier findet sich einschlägige Literatur.

bestimmte Lichtempfindung — zumeist eine bestimmte Farbenempfindung — verknüpft[1]). Es liegt eine besondere Art von Assoziation vor.

Zum Schlusse sei noch des Umstandes gedacht, daß von gewissen akustischen Reizen aus — insbesondere sind es bestimmte Geräusche, wie Kratzen eines Griffels oder der Kreide auf der Tafel u. dgl. — eine Miterregung anderer Sinneszentren eintritt. Bekannt ist jenes Gefühl, das dem Kälteschauder verwandt ist, wenn Geräusche der genannten Art das Ohr treffen. Bei manchen Individuen genügt übrigens schon die Vorstellung eines schrillen Lautes, um jene Empfindung mit allen sich anschließenden Erscheinungen auszulösen. Weitere Beziehungen des Cochlearisgebietes zu anderen Nervengebieten, und zwar zu motorischen, verrät das Auftreten bestimmter Reflexerscheinungen. Es ist ein otogener Pupillenreflex bekannt[2]). Man führt zu seinem Nachweis z. B. eine abseits angeschlagene Stimmgabel rasch an das zu untersuchende Ohr und beobachtet dabei das Verhalten der Pupille. Es zeigt sich eine ziemlich rasche, oft allerdings kaum wahrnehmbare Verengerung, der dann eine langsamere, deutliche Erweiterung folgt[3]). Es lassen sich mittels dieses Reflexes noch vorhandene, eng begrenzte Tonhörreste nachweisen. Weitere Reflexerscheinungen beziehen sich auf die Kontraktion weiter Skelettmuskelgebiete. Man hat von einem Schreckreflex gesprochen. Bei Kindern genügen schon geringe Reizintensitäten, um ihn auszulösen. Bei Erwachsenen sind größere erforderlich. Einen besonderen Fall stellt der akustische Lidreflex dar[4]), indem bei ihm eine lokalisierte motorische Innervation zum Ausdruck kommt. Man hat auch von einem cochleopalpebralen Reflex gesprochen. Es sind beim Erwachsenen insbesondere kurze, schlagartige Schallarten, wie Trommel- und Glockenschlag, schriller Pfiff usw., welche das Ohr unvermutet treffen, die den Lidreflex auslösen. Erinnert sei in diesem Zusammenhang auch an die Auslösung der psychogalvanischen Reaktion durch akustische Reize[5]).

---

[1]) Vgl. u. a. *J. A. Nußbaumer:* Wiener med. Wochenschr. **23**. 4, 28, 52 (1873). — *E. Bleuler* und *K. Lehmann:* Zwangsmäßige Lichtempfindung durch Schall. Leipzig 1881. — *Flournoy:* Des phénomènes de synopsie. Paris 1893. — *Hennig:* Z. f. Psychother. u. med. Psychol. **4**. Heft. 1 (1912) — *Hilpert:* Klin. Monatsbl. f. Augenh. **22**. 1 (1884). — *Kaiser:* Arch. f. Augenh. **11**. 96 (1882). — *Mayerhausen:* Klin. Monatsbl. f. Augenh. **20**. 383 (1882). — *Stelzner:* Arch. f. Ophthalm. **55**. 549 (1903). — *K. Langenbeck:* Zeitschr. f. Sinnesphysiol. **47**. 159 (1913); Skand. Arch. f. Physiol. **47**. 159 (1913). — *H. Haenel:* Münchener med. Wochenschr. Nr. 32. 913 (1919). — *G. Révész:* Z. f. angewandte Psychol. **21**. 308 (1923). — *G. Anschütz:* Arch. f. d. gesamte Psychol. **51**. 155 (1925). — [2]) *Holmgreen:* Upsala läkareför. förhandl. 1876. — *A. J. Cemach: Passow-Schäfer*s Beitr. **14**. 1 (1920). — [3]) Nach *T. Kakeshita* und *E. A. Spiegel* [*Pflüger*s Arch. **213** (1926)] genügt für das Zustandekommen der kochlearen Reflexe der Hirnstamm. Selbstverständlich ist damit nicht ausgeschlossen, daß unter normalen Verhältnissen auch höhere Anteile des Zentralnervensystems an ihrem Zustandekommen beteiligt sind. — [4]) Vgl. u. a. *Th. Demetriades:* Monatsschr. Ohrenheilkd. **55**. 756 (1921). — *F. Wodak:* Monatsschr. f. Ohrenheilkd. **53**. 23 (1919); **79**. 106 (1921). — [5]) Vgl. Physiologie I, S. 429. — Vgl. ferner *W. Albrecht:* Arch. f. Ohrenheilkd. **101**. 1 (1918).

Vorlesung 16.

Die Funktionen jener Einrichtungen, die der Stimm- und Sprachgebung dienen.

Wir haben schon S. 324 hervorgehoben, daß wir nicht nur Schallwellen vermittelst eines besonderen Sinnesorganes und den damit verknüpften Leitungsbahnen und Nervenzentren wahrnehmen können, sondern Einrichtungen besitzen, die es uns ermöglichen, jene hervorzubringen. Wir besitzen im Kehlkopf und seinen Hilfsapparaten ein Klänge und Geräusche erzeugendes Instrument von allergrößter biologischer Bedeutung. Wir haben bereits erfahren, daß die Betätigung jener Einrichtungen, die zur Bildung der Sprache dienen, von bestimmten Nervenzentren aus geleitet wird. Wir erhielten bei dieser Gelegenheit außerordentlich interessante und wichtige Einblicke in das Zusammenwirken ganz bestimmter sogenannter Zentren der Großhirnrinde. Es sei kurz an die Beziehung des Wortklangbildzentrums zum motorischen Sprachzentrum mit den dort vorhandenen Sprachbewegungsvorstellungen erinnert[1]). Wir lernten die für die einzelne Funktion der in Frage kommenden Muskulatur entscheidende Bedeutung der qualitativen und quantitativen Art der Innervation kennen. Wir erfuhren, daß es keine besondere periphere Sprachbahn gibt, sondern daß ein und dieselben Nervenbahnen zur Übertragung von Impulsen bestimmter Art verwendet werden. Wir haben von der Beherrschung der in der vorderen Zentralwindung gelegenen Zentren für die an der Stimm- und Sprachbildung beteiligten Muskeln durch das motorische Sprachzentrum gesprochen. Es ist von höchstem Interesse, daß in der Tierreihe zum Teil alle peripheren Apparate für die Stimmgebung im Prinzip ebenso oder noch mannigfaltiger ausgebildet sein können als bei uns, so daß alle Bedingungen zur Sprachbildung an und für sich gegeben wären, es fehlen jedoch die entsprechenden zentralen Einrichtungen. Unsere Aufgabe ist es nun, der Frage nachzugehen, auf welche Art und Weise Stimme und Sprache zustande kommen.

Im Mittelpunkt der ganzen Funktion der Stimm- und Sprachbildung steht bei uns der Kehlkopf mit seinen Stimmbändern. Betrachten wir zunächst ganz allgemein den ihr zugrunde liegenden Mechanismus. Wir erinnern uns zunächst des Umstandes, daß ganz allgemein zur Hervorbringung von Schallwellen Schwingungen elastischer Körper erforderlich sind. Diese letzteren stellen die Stimmbänder dar. Damit sie aus ihrer Ruhelage gebracht werden, ist die Einwirkung einer Kraft erforderlich.

[1]) Vgl. S. 364.

Sie wird unter gewöhnlichen Umständen durch die beim Vorgang der Ausatmung bewegte Luft geliefert. Erforderlich ist nur, daß die Stimmbänder dem Luftstrom entgegengestellt werden. Die Erfahrung zeigt ohne weiteres, daß die Stimmgebung einen aktiven Vorgang darstellt. Erfolgt diese, dann gehen bestimmte Vorbereitungen voraus. Unter diesen ist die Einstellung der Stimmbänder die bedeutsamste. Man hat die Lungen mit einem Blasebalg verglichen, dem die Aufgabe zufällt, Luft gegen die elastischen „Platten" der beiden Stimmbänder zu treiben und sie in schwingende Bewegung zu versetzen. Im gleichen Augenblick kommt es, wie S. 323 geschildert, zur Bewegung von Luftteilchen im Sinne von Verdichtungen und Verdünnungen, d. h. es sind Schallwellen entstanden, die sich weiter fortpflanzen. Sie gelangen von der Umgebung der Stimmbänder aus nicht ohne weiteres in die Außenwelt, vielmehr passieren sie einen sehr kompliziert gebauten Raum, genannt Ansatzrohr. Er erstreckt sich von dem über den Stimmbändern befindlichen Kehlkopfraum auf den Rachen- und Mundraum. Unter Umständen kann noch der Nasenraum dazu kommen. Diese ganzen Räume sind insbesondere, was den Rachen- und Mundraum anbetrifft, nicht unveränderlich. Wir werden bald erfahren, daß ihre Gestaltung von größter Bedeutung für die Klangfarbe ist. Endlich werden wir vernehmen, daß der Weiterleitung der Atmungsluft, nachdem sie die Stimmritze passiert hat, Schwierigkeiten in den Weg gelegt werden können, indem mehr oder weniger vollkommene Verschlüsse hergestellt werden, die zur Sprengung kommen oder aber den Luftstrom plötzlich unterbrechen. Es bilden sich dadurch weitere Quellen für Schallwellen bestimmter Art aus.

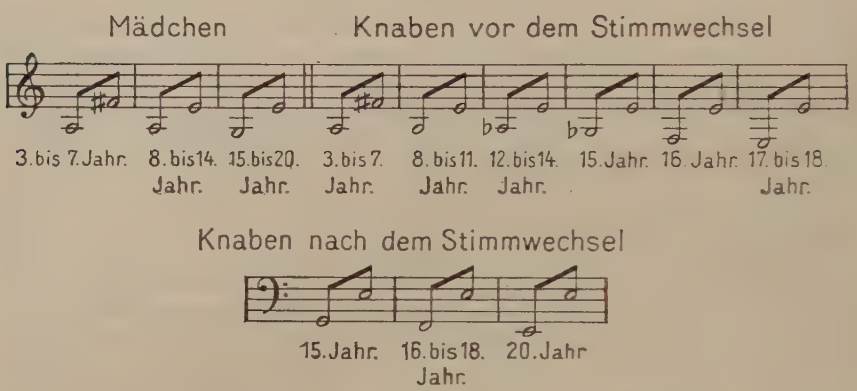
Dieser flüchtige Überblick gibt uns Anhaltspunkte für bestimmte Fragestellungen. Beginnen wir mit der Frage nach der Wirkung der Kehlkopfmuskulatur. Unsere allgemeinen Kenntnisse über die Hervorbringung verschieden hoher Töne und Klänge läßt uns vermuten, daß die Stimmbänder keine ein für allemal festgelegten Beziehungen in ihrer Länge, Spannung und Lage zeigen. Wir können mit ein und derselben Saite bei gegebener Länge dadurch eine verschiedene Tonhöhe erzielen, daß wir sie verschieden stark anspannen. Beginnen wir mit einer mäßig gespannten Saite und „reißen" wir sie an, so hören wir einen Klang von bestimmter Höhe. Spannen wir sie, während sie schwingt, immer stärker an, dann nimmt die Tonhöhe fortlaufend zu. Umgekehrt fällt sie bei der Entspannung der Saite. Vergleichen wir zwei gleich stark gespannte, jedoch verschieden lange Saiten, dann erhalten wir beim Schwingen der kürzeren einen höheren Ton, als bei demjenigen der längeren. Je größer die Amplitude der Schwingung der Saite ist, um so größer ist die Intensität des Tones. Gleichzeitig bemerken wir, daß dann, wenn wir eine Saite bald wenig, bald mehr aus ihrer Gleichgewichtslage hinausführen, die Tonhöhe beeinflußt werden kann. Es ist dies ohne weiteres verständlich, denn bei größerer Schwingungsamplitude wird eine höhere Spannung der Saite erreicht, als bei kleinerer.

Wir vermuten nun ohne weiteres, daß der verschieden hohen Stimmlage bei Individuen verschiedenen Alters und verschiedenen Geschlechts Unterschiede in der Stimmbandlänge zugrunde liegen. In der Tat bemerken wir, daß beim Kinde die Stimmbänder kürzer sind als beim Erwachsenen. Zur Zeit der Pubertät beginnt beim Knaben der Kehlkopf und mit ihm der Stimmbandapparat rasch zu wachsen. Die Stimme wird zusehends

tiefer. Wir sprechen von einer Mutation der Stimme. Bei den Mädchen wächst der Kehlkopf gleichfalls mit den Stimmbändern, jedoch in nicht so großem Ausmaße wie beim Manne. Damit hätten wir einen eindeutigen Aufschluß über die verschieden hohe bzw. tiefe Stimmlage bei Mann und Weib gewonnen[1]). Aber auch dann, wenn die Länge der Stimmbänder eine gegebene ist, kann eine Veränderung in der Klanghöhe eintreten, und zwar dadurch, daß jene nicht in ihrer ganzen Länge bewegt werden[2]).

Nun besitzen wir einen bestimmten Stimmumfang. Betrachten wir zunächst diesen[3]). Er umfaßt etwa zwei Oktaven[4]). Es reicht der Baß von *E* (81,5 Schwingungen in der Sekunde) bis zu *e'* (325,9 Schwingungen), der Bariton von *G* (96,9 Schwingungen) bis *g'* (387,5 Schwingungen), der Tenor von *H* (122 Schwingungen) bis *h'* (488,3 Schwingungen), der Kontraalt von *e* (162,9 Schwingungen) bis *e''* (651,8 Schwingungen), der Alt von *g* (193,8 Schwingungen) bis *g''* (775,1 Schwingungen), der Sopran von *h* (244,1 Schwingungen) bis *h''* (976,5 Schwingungen)[5]).

Abb. 202.



Beim Sprechen sind Klanghöhe und Klangumfang je nach dem Individuum und je nach der Sprache verschieden[6]), jedoch in der Regel eng begrenzt. So wurden z. B. beim lauten Lesen die Grenzen des Klangumfanges bei 120—240 bzw. 100 und 200 Schwingungen festgestellt. Es spielen natürlich auch hier Alter und Geschlecht eine Rolle, wie aus Abb. 202 zu erkennen ist[7]).

---

[1]) Vgl. hierzu u. a. *F. Bernstein* und *P. Schläper:* Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wissensch. Heft 5/8. 30 (1922). — [2]) Wir kommen hierauf noch zurück. — [3]) *Joh. Müller:* Handb. d. Physiol. d. Menschen. 2 (1840). — *K. Vierordt:* Physiologie des Kindesalters. Tübingen 1877. — *E. Engel:* Über den Stimmumfang sechsjähriger Kinder. Hamburg 1889. — *Treitel:* Zbl. f. Physiol. 5. 415 (1892). — *Ed. Paulsen: Pflügers* Arch. **61.** 407 (1895). — *Gutzmann:* Stimmbildung und Stimmpflege. Bergmann, Wiesbaden 1906. — *Flatau* und *Gutzmann:* Arch. f. Laryngol. **20.** 327 (1908). — [4]) Vereinzelt ist ein Stimmumfang bis zu 3 und $3^1/_2$ Oktaven festgestellt worden, ja *L. Réthi* und *E. Fröschels* [*Pflügers* Arch. **195.** 333 (1922)] berichten über einen Sänger mit einem Stimmumfang von 5 Oktaven. — [5]) Vgl. hierzu *H. Gutzmann:* Physiologie der Stimme und Sprache. Fr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1909. — [6]) Vgl. hierzu *Ed. Paulsen: Pflügers* Arch. **74.** 570 (1899). — *A. Barth:* Klang und Tonhöhe der menschlichen Stimme. Ambr. Barth, Leipzig 1906. — [7]) Säuglinge schreien von *a'* bis *h'*.

Bevor wir uns mit der Funktion jener Einrichtungen befassen, die der Stimm- und Sprachbildung dienen, und erwägen, wie sie zustande kommt, wollen wir noch des Umstandes gedenken, daß wir in ihnen ein besonders schönes Beispiel der Verwendung ein und desselben Systems für verschiedene Zwecke vor uns haben. Wir haben mit Ausnahme einiger Besonderheiten alle hier in Frage kommenden Gebilde bereits kennen gelernt, dienen sie doch einerseits dem Luftwechsel und andererseits sind Anteile davon für die Nahrungsaufnahme bzw. -weiterleitung bestimmt. Auch hierbei treten Einrichtungen in Funktion, die Beziehung zum Luftleitungssystem haben, gilt es doch, zu verhindern, daß Flüssigkeiten und feste Nahrungsbestandteile in den Kehlkopf gelangen. Wir verweisen in dieser Beziehung auf das, was bei der Atmung [1]) und der Nahrungsaufnahme [2]) bereits erörtert worden ist und begeben uns nunmehr zur Betrachtung der Funktionen jener Anteile des Nahrungs- und Luftweges, die im Dienste der Stimm- und Sprachbildung stehen. Wir müssen dabei vorausschicken, daß es nicht unsere Aufgabe sein kann, das so gewaltige Gebiet der gesamten Phonetik hier zu erörtern, ja wir müssen es uns sogar versagen, auf manche Einzelheiten der Stimm- und Sprachbildung einzugehen, die an und für sich von großer Bedeutung insbesondere auch zur Erklärung von Störungen in der Hervorbringung der Sprache bzw. einzelner ihrer Anteile sind. Wir wollen hier nur grundlegende Beobachtungen zur Sprache bringen, und verweisen im übrigen auf die Spezialwerke über Stimm- und Sprachbildung und ihre Störung und vor allem auch auf das Gebiet der Philologie.

Wir beginnen mit der Besprechung der Leistungen des Kehlkopfes und denjenigen seiner Einrichtungen [3]). Werfen wir zunächst einen Blick auf seinen Bau. Er besteht aus knorpligen Gebilden, die zum Teil in späteren Lebensjahren verknöchern. Wir unterscheiden den sich der Luftröhre unmittelbar anschließenden Ringknorpel (Cartilago cricoidea). Auf seiner hinteren Platte sitzen die beiden Stell- oder Gießbeckenknorpel (Cartilagines arytaenoideae) auf. Den Hauptanteil am Bau des Kehlkopfes hat der Schildknorpel (Cartilago thyreoidea) (vgl. hierzu Abb. 203—204, S. 414, 415) [4]).

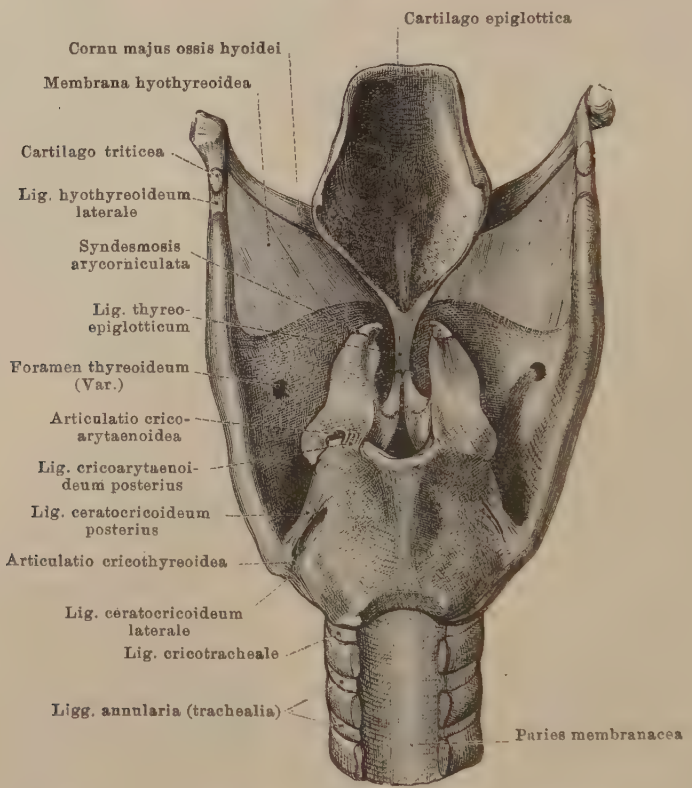
Der Kehlkopf ist als ganzer beweglich, und außerdem sind einzelne Anteile des Knorpelgerüstes unter einander gelenkig verbunden. Wie die Abb. 203 u. 204 darlegt, ist der Kehlkopf am Zungenbein aufgehängt, und zwar mittels einer Membran (Membrana hyothyreoidea). Dadurch wird bewirkt, daß der Kehlkopf jeder Bewegung des Zungenbeines folgen muß. Es ziehen vom Schildknorpel einerseits zwei Muskelbänder, die Mm. thyreohyoidei zu jenem und andererseits zwei solche von ihm zum Brustbein (Mm. sternothyreoidei). Mittels dieser Muskeln (und noch anderen) kann der Kehlkopf nach oben oder unten gezogen werden. Wir können seinen Lagewechsel leicht beim Schlucken, Sprechen und Singen direkt beobachten. An dieser Stelle interessiert er uns vor allem deshalb, weil je

[1]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 16. — [2]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 2. — [3]) Bezüglich der Literatur und weiterer Einzelheiten sei auf die umfassenden Darstellungen von *P. Grützner* im Handb. der Physiologie (herausgeg. von *L. Hermann*). 1a. 1 ff. 1879 und *Emil v. Skramlik* im Handb. der Hals-, Nasen- und Ohrenheilk. (herausgeg. von *A. Denker* und *O. Kaehler*). 1. 554 ff. J. Springer und J. F. Bergmann, Berlin-München 1925 verwiesen. — [4]) Entnommen: *Carl Toldt:* Anat. Atlas. 4. Lieferung. 7. Aufl. Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien 1911.

nach dem Abstand des Kehlkopfes vom Zungenbein der S. 411 erwähnte Ansatzraum beeinflußt wird. Erwähnt sei, daß vom Thoraxinnern aus ein Zug ausgeübt wird[1]), genannt Trachealzug, der dem nach dem Zungenbein gerichteten entgegengesetzt ist[2]).

Die unteren Hörner des Schildknorpels stehen mit dem Ringknorpel in gelenkiger Verbindung (Articulatio crico-thyreoidea). Die Bewegung erfolgt in diesem Gelenke um eine transversale Achse. Es stellt ein zweiteiliges Scharniergelenk dar. Die in ihm vor sich gehenden Bewegungen sind

Abb. 203.

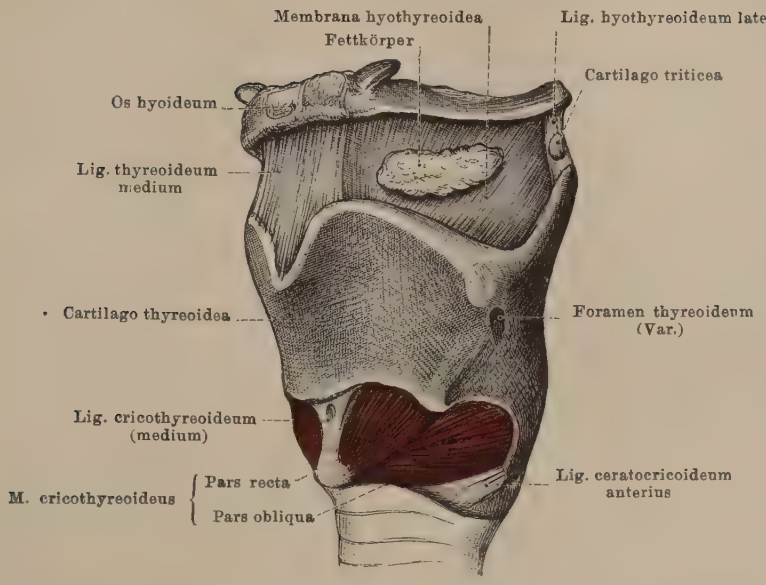


Die Bandverbindungen der Kehlkopfknorpel und die Membrana hyothyreoidea in der Ansicht von hinten.

von größter Bedeutung für die Klangbildung, denn es hat der Wechsel der Stellung des Schildknorpels zum Ringknorpel zugleich eine Lageänderung der auf dem letzteren angebrachten Stellknorpel zur Folge. Diese weisen an ihrer Basisfläche zwei wichtige Vorsprünge auf. Der an der lateralen Kante sitzende dient Muskeln zum Ansatz und heißt Processus muscularis. Die vordere Kante läuft spitzenförmig aus und bildet den Processus vocalis. Von ihm aus verläuft das Stimmband nach vorne, um sich in dem Winkel,

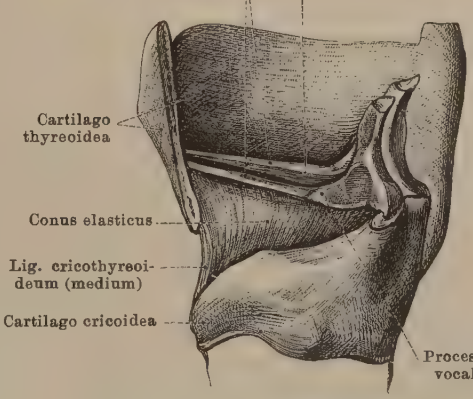
[1]) Vgl. hierzu Lehrb. II, Vorlesung 16. — [2]) *P. J. Mink:* Arch. f. Laryng. u. Rhinol. **30**. 391; **31**. 125 (1916).

Abb. 204.



Der Kehlkopf mit der Membrana hyothyreoidea und dem M. cricothyreoideus, schräg von links und vorn gesehen.

Abb. 205.



Der Conus elasticus mit den Ligamenta vocalia, welche die elastischen Grundlagen der Stimmlippen (Labia vocalia) bilden. Nach Abtragung des größten Teiles der linken Schildknorpelplatte dargestellt. Ansicht von der linken Seite.

den die beiden Platten des Schildknorpels mit einander einschließen, anzusetzen (vgl. hierzu Abb. 205) [1]). Es ergeben sich bei der Betrachtung des erwähnten Scharniergelenkes zwei Möglichkeiten von Bewegungsvorgängen, die auch kombiniert sein können. Entweder wird bei feststehendem Ringknorpel der Schildknorpel nach vorne und unten bewegt, oder es erfolgt bei Festlegung des letzteren eine Bewegung des Ringknorpels. Der Erfolg ist in beiden Fällen in bezug auf die Stimmbänder der gleiche. Es wird der Abstand zwischen ihrer Ansatzstelle am Schildknorpel und dem Processus vocalis der Stellknorpel vergrößert. Im Falle der zuerst genannten Bewegung, wobei der Schildknorpel der bewegte Teil ist, ist der Einfluß auf die Stimmbänder

[1]) Entnommen: *Carl Toldt:* Anat. Atlas. 4. Lieferung. 7. Aufl. Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien 1911.

ohne weiteres verständlich. Ist der genannte Knorpel ein feststehender und wird der vordere Bogen des Ringknorpels ihm genähert, was nach der Ansicht der meisten Autoren in der Regel der Fall ist, dann wirkt sich diese Bewegung in einer Rückwärtsneigung seiner hinteren Platte aus[1]). Der Erfolg ist auch in diesem Falle eine Vergrößerung des Abstandes von Schildknorpel und Processus vocalis, allerdings ist erforderlich, daß die Stellknorpel durch die Tätigkeit von Muskeln (Mm. crico-arytaenoidei postici) in ihrer Lage festgehalten werden. Es liegen Messungen über die Änderungen des Abstandes des Ringknorpelbogens vom Schildknorpelrande vor. So wurde z. B. in Ruhelage ein solcher von 14 *mm*, bei der Bruststimme bei *A* von 8 *mm* und bei gleicher Stimme bei *a* von 6·5 *mm* festgestellt[2]). Die Bewegung in der Articulatio crico-thyreoidea vollziehen die Musculi crico-thyreoidei. Sie entspringen von der Außenfläche des Bogens des Ringknorpels und setzen sich nach fächerartiger Ausbreitung der Fasern am unteren Rande des Schildknorpels und an seinem unteren Horne an (vgl. Abb. 204, S. 415).

Erfolgt durch die eben geschilderte Bewegung eine Spannung der Stimmbänder, und läßt diese mit dem Aufhören der Kontraktion der Mm. crico-thyreoidei wieder nach, so verhalten sie sich dabei in beiden Fällen passiv. Es gibt nun auch noch eine aktive Beteiligung der Stimmbänder an ihrem Spannungszustand. Das Stimmband, Ligamentum vocale, besteht aus ziemlich feinen, elastischen Fasern. Sie verlaufen in der Hauptsache in der Richtung von vorne nach hinten. An sie schließen sich in der gleichen Richtung verlaufende, mit ihnen in Beziehung stehende Muskelfasern an. Sie führen den Namen Musculus vocalis. Muskulatur und elastische Fasern sind mit Schleimhaut überzogen. Die weichen, nachgiebigen Anteile der Stimmritzenbegrenzung sind Stimmlippen, Labia vocalia, genannt worden. Sie sind es, die durch den Luftstrom in Schwingung versetzt werden, wenn die Stimmbänder diesem entgegengestellt sind. Sie begrenzen die Stimmritze, Rima glottidis. Nach hinten zu bilden die Innenkanten der Basalflächen der Stellknorpel ihre Umgrenzung. Wir haben bereits erwähnt, daß es neben einer passiven Spannung und Entspannung des Stimmbandes, an der übrigens auch unter geeigneten Bedingungen andere Muskeln, wie z. B. die Mm. geniohyoidei und hyothyreoidei beteiligt sein können, und zwar diese Muskeln in der Art, daß sie mit dem Zungenbein den Schildknorpel noch aufwärts und vorwärts ziehen[3]), noch eine aktive Veränderung seines Spannungszustandes gibt. Sie wird durch den M. vocalis bedingt. Wir wollen gleich an dieser Stelle mit allem Nachdruck hervorheben, daß die in zahlreichen Abstufungen mögliche Anspannung und Entspannung der Stimmbänder keinen einfachen, etwa auf einen bestimmten Muskel zurückführbaren Vorgang darstellt. Es sind vielmehr eine ganze Reihe von Momenten, die mitwirken. Der gesamte Spannapparat, in dem sie ausgespannt und von dem aus Einflüsse möglich sind, wird aus dem Bogen des Ringknorpels, dem Ligamentum crico-thyreoideum medium [Verstärkung des Conus elasticus, der aus elastischem

[1]) Vgl. u. a. *Ph. Schech:* Zeitschr. f. Biol. **9**. 277 (1873). — *Jelenffy: Pflügers* Arch. **7**. 17 (1873). — *Kiesselbach:* Monatsschr. f. Ohrenheilkd. **23**. 58 (1889). — *W. Neumayer:* Arch. f. Laryng. u. Rhinol. **4**. 323 (1896). — [2]) *Jörgen, Möller* u. *J. F. Fischer:* Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. **15** (1904). — [3]) *C. Meyer:* Nova acta Leopold. Carol. **20**. 659. — *P. Grützner:* Handb. der Physiol., herausgeg. von *L. Hermann*. **1**. 2, 43 (1879).

Bindegewebe besteht und sich vom oberen Rand des Ringknorpels bis zu den Stimmbändern erstreckt (vgl. Abb. 205, S. 415)], der Articulatio crico-thyreoidea mit dem M. crico-thyreoideus, dem Schildknorpel, dem Ligamentum vocale mit dem M. vocalis, dem Stellknorpel mit der noch zu besprechenden Articulatio crico-arytaenoidea nebst der zugehörigen Muskulatur sowie dem Lig. crico-arytaenoideum und der Platte des Ringknorpels gebildet.

Ohne Zweifel arbeiten der M. crico-thyreoideus und M. vocalis (auch M. thyreo-arytaenoideus internus genannt) zusammen. Der erstere besorgt die passive Spannung durch Veränderung des Abstandes gegenüber Ursprung und Ansatz des Stimmbandes (es geht von der Innenfläche des Schildknorpels unterhalb und neben dem Lig. vocalis aus und setzt sich am Processus vocalis des Stellknorpels vor allem an dessen unterem Rande an), während der letztere seine innere Spannung aktiv beeinflußt. Der Spannungszustand der Stimmbänder ist in jedem Augenblick das Ergebnis einer Summe von Einzelkräften. Er stellt deren Resultante dar. Der Musculus vocalis entfaltet seine Wirkung in mannigfacher Weise. Er kann in seiner Gesamtheit tätig sein, und ohne daß es zu einer Verkürzung kommt, seinen Spannungszustand erhöhen. Es ist das jedoch nur dann möglich, wenn der M. crico-thyreoideus seinem Zuge das Gegengewicht hält. Ferner müssen auch die Stellknorpel festgelegt sein. Durch die Anspannung des gesamten M. vocalis werden die in Schwingung zu versetzenden Stimmlippen von einem breiten, dicken Polster gestützt. Es ist in diesem Falle die durch den Luftstrom zu bewegende Masse groß. Nun kann vom M. vocalis aus auch nur ein Teil seiner gesamten Fasern in ihrer Spannung gesteigert werden. In diesem Falle stellt der schwingende Anteil der Stimmlippen eine kleinere Masse dar.

Der eben geschilderte Mechanismus wird in seiner Bedeutung erst verständlich, wenn wir des Umstandes gedenken, daß wir imstande sind, einen bestimmten Klang in einer bestimmten Höhe herauszubringen und ihn bei verschieden starkem Anblasen der Stimmbänder in dieser zu halten. Stellen wir uns vor, daß die Stimmbänder durch eine entsprechende Innervation der Mm. crico-thyreoidei und vocales eine bestimmte Spannung erhalten haben — einerseits passiv durch eine bestimmte Veränderung des Abstandes des Schildknorpel- und Stellknorpelansatzes derselben und andererseits durch Erhöhung der inneren Spannung, wobei auf der einen Seite die zuerst genannten Muskeln verhindern, daß der M. vocalis das Stimmband verkürzen kann, und umgekehrt der letztere seiner weiteren passiven Dehnung entgegenwirkt —, und lassen wir nun von den Lungen aus Luft unter einem bestimmten Druck durch die Trachea (sie spielt mit dem unter den Stimmbändern liegenden Anteil des Kehlkopfes die Rolle des Anblaserohres) gegen die einander stark genäherten Stimmbänder — ganz oder fast geschlossene Stimmritze — strömen, so entsteht ein Klang von bestimmter Höhe. Verstärken wir nun den Druck, unter dem die Luft auf jene einwirkt, dann erhöht sich entsprechend der stärkeren Amplitude der Schwingungen die Intensität des Klanges. Zugleich bemerken wir jedoch, daß die Klanghöhe zunimmt. Es kommt das, wie wir S. 411 schon erwähnten, daher, daß das stärkere Anblasen (entsprechend dem starken Anreißen einer Saite) den Spannungszustand der Stimmbänder erhöht. Die Membran schwingt gewissermaßen um ein neues Spannungs-

gleichgewicht. Wir können jetzt trotz der Verstärkung der Intensität den Klang innerhalb gewisser Grenzen auf fast der gleichen Höhe halten. Es ist klar, daß das nur durch ein in genau angepaßter Weise erfolgendes Nachlassen in der Spannung des Stimmbandes möglich ist, d. h. der M. crico-thyreoideus und der M. vocalis müssen der Spannungszunahme durch die verstärkte Schwingungsamplitude eine entsprechende Entspannung entgegensetzen. Umgekehrt muß die Spannung erhöht werden, wenn ein Klang bei Abnahme der Stärke des Anblasens auf gleicher Höhe gehalten werden soll, d. h. wenn wir einen Klang von forte bis piano und umgekehrt in gleicher Höhenlage ertönen lassen, dann vollzieht sich ein außerordentlich fein aufeinander eingestelltes Zusammenspiel einer ganzen Reihe von Muskeln. Es muß der Luftstrom in seiner Stärke geregelt werden. Dazu gehört eine Beeinflussung der Atemmechanik, und zwar ist es in der Regel die Exspiration, die sich unter schärfster zentraler Kontrolle unter dem Einfluß entsprechender Innervationsimpulse vollzieht [1]). Dazu kommen dann die eben geschilderten Maßnahmen innerhalb des Kehlkopfes selbst, die bewirken, daß Stärke des Anblasens und Stimmbandspannung in feinster Weise aufeinander eingestellt werden.

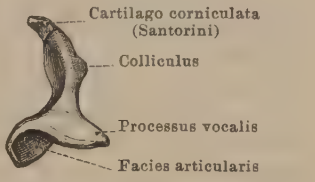
Wir haben bisher eines sehr wesentlichen Punktes bei der Stimmgebung nur beiläufig gedacht. Es ist dies die Stellung der Stimmbänder bzw. ihrer Lippen zu einander. Sie ist keine gegebene, vielmehr kommt in ihr ohne weiteres die Doppelfunktion des Kehlkopfes zum Ausdruck. Seine wichtigste Aufgabe ist, dem Luftstrom Zutritt zu den Lungen zu gewähren und umgekehrt den Luftaustritt aus diesen zu, ermöglichen. Die Stimmbänder würden, falls jene Stellung zueinander die zur Stimmgebung erforderlich ist, festgelegt wäre, für den Luftaustausch ein großes Hindernis darstellen. In der Tat bemerken wir, daß die Stimmritze bei fehlender Verwendung des Kehlkopfes zur Hervorbringung von Stimme und Sprache erweitert ist. Sobald der Kehlkopf für die letztere Funktion verwendet wird, wird die Glottis verengert. Wir wollen uns zunächst dem Mechanismus der Stimmritzenveränderung zuwenden.

Erweiterung und Verengerung der Stimmritze finden durch Veränderung der Stellung der Processus musculares und damit der Processus vocales statt. In kleinerem Umfange kann die Anspannung der Mm. vocales auch zu einer Verengerung der Glottis führen. Der verdickte Muskel drängt die Stimmlippen medianwärts, jedoch können auf diesem Wege keine größeren Einflüsse auf die Stimmritzenweite entfaltet werden. Wir haben bereits erfahren, daß die Stellknorpel mit der Platte des Ringknorpels in Gelenkverbindung stehen. Die Articulatio crico-arytaenoidea zeigt interessanterweise nicht nur individuelle Verschiedenheiten, vielmehr finden sich solche bei ein und demselben Individuum auf beiden Seiten, wie denn der Kehlkopf überhaupt nicht streng symmetrisch gebaut ist. Die in Frage kommenden Gelenkflächen stellen schräge Ausschnitte aus geraden Kreiszylindern dar. Man kann die Articulatio crico-arytaenoidea als ein freies Zylindergelenk auffassen [2]), dessen Bewegungsfreiheit allerdings Hemmungen zeigt. Die Kapsel als solche ist schlaff und gestattet in weitem

[1]) Vgl. hierzu u. a. *R. Schilling:* Monatsschr. f. Ohrenheilk. **59**. 51, 134, 313, 454, 581, 643 (1925). — [2]) Vgl. hierzu *Stieda*: Verh. der anat. Gesellsch. 1897. — *Erich Will:* Iu.-Diss. Königsberg 1895. — *R. Fick:* Handb. d. Anat. u. Mechanik d. Gelenke. 2. Teil. G. Fischer, Jena 1910.

Ausmaße Bewegungen. Gehemmt sind sie einerseits durch die Verbindung mit dem Ligamentum vocale und andererseits durch das Lig. crico-arytaenoideum. Es sind die folgenden Bewegungen möglich: Einmal eine Gleitbewegung parallel der Zylinderachse; dann eine dazu senkrechte Scharnierbewegung um jene Achse. Durch Vereinigung beider Bewegungsarten kann jeder Punkt auf beliebigen Schraubenlinien bewegt werden. Die Achse des Gelenkes zwischen Stell- und Ringknorpel steht schräg, und zwar schräg gegen die Horizontal- und Frontalebene. Von den geschilderten Bewegungen: Gleit-, Scharnier- und Schraubenbewegung ist die erstere zwar möglich, jedoch nicht nachgewiesen. Es ist ferner hervorzuheben, daß die in Betracht kommenden Bewegungsvorgänge nicht für den ganzen Stellknorpel, sondern nur für die Processus musculares maßgebend sind. Der Umstand, daß der genannte Vorsprung nicht gerade, sondern winklig mit dem übrigen Teil des Stellknorpels verbunden ist (vgl. hierzu Abb. 206)[1]), bedingt, daß die Stellungsänderungen der einzelnen Anteile der Stellknorpel bei Lageveränderung der Medialfläche für sich betrachtet werden müssen. So bedeutet für die Medialfläche die Scharnierbewegung in der Articulatio crico-arytaenoidea eine Schräglegung nach außen bzw. nach innen, wobei es im letzteren Fall zur Berührung der Processus vocales beider Seiten kommen kann. Für die letzteren wirkt sich die genannte Bewegung der Processus musculares in Abduktion und Hebung bzw. Adduktion und Senkung aus.

Abb. 206.



Der linke Gießbeckenknorpel mit der Cartilago corniculata von der medialen Seite aus gesehen.

Die Schraubenbewegung des Processus muscularis erfährt durch die schon erwähnten Bänder (Lig. vocalis und crico-arytaenoideum), wozu noch das Taschenband kommt, eine Beeinflussung, und zwar in dem Sinne, daß sie in eine Bewegung des ganzen Stellknorpels mit Ab- und Adduktion des Processus vocalis umgesetzt wird[2]). Abwärtsbewegung des Processus muscularis bedingt Einwärtsdrehung (Adduktion) und Aufwärtsbewegung Auswärtsdrehung (Abduktion) des Processus vocalis. Die erwähnten Bewegungen sind jedoch wenig ausgiebig. Ab- und Adduktion der Processus vocales finden in der Hauptsache durch die Scharnierbewegung der Processus musculares statt und nicht durch Drehung des ganzen Stellknorpels[3]). Durch Vereinigung der beiden geschilderten Bewegungsarten: Schrauben- und Scharnierbewegung in der Articulatio crico-arytaenoidea können die mannigfaltigsten Einstellungen der Stimmritzenweite erfolgen. So bewirkt z. B. die reine Scharnierbewegung die Schließung der Glottis bei gesenktem Processus vocalis und die sich in einer Gleitbewegung auswirkende Schraubenbewegung eine solche bei Vorhandensein einer Hebung des letzteren. Findet sich eine Mittelstellung, dann erfolgt der Glottisschluß durch gleichzeitige Scharnier- und Schraubenbewegung. Die Stimmritze kann somit nicht nur in ihrer Weite verändert werden, vielmehr besteht

[1]) Entnommen: *Carl Toldt:* Anat. Atlas. 4. Lieferung. 7. Aufl. Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien 1911. — [2]) Vgl. hierzu die Darstellung von *Curt Elze* im Handbuch der Hals-, Nasen- u. Ohrenheilkde. (herausgegeben von *A. Denker* u. *O. Kaehler*) 1. (1). 243. J. Springer u. J. F. Bergmann, Berlin-München 1925. Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — [3]) *L. Rehn:* Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. 32. 338 (1919).

die Möglichkeit, sie mehr oder weniger schräg bzw. hoch oder tief zu stellen.

Die geschilderten Bewegungen gelten nur für die Pars interligamentosa der Stimmritze. Es kann jedoch auch die Pars intercartilaginea in ihrer Weite beeinflußt werden. Der Verschluß dieses Abschnittes der Glottis kann nicht durch Aneinanderlegen der medialen Flächen der Stellknorpel erfolgen, weil die Gelenkflächen auf der Ringknorpelplatte nicht bis zur Mittellinie reichen. Berühren können sich nur die Processus vocales und die vorderen Kanten der Stellknorpel bis zu den Colliculi. Der übrige Raum zwischen den Knorpeln wird von der an dieser Stelle befindlichen, in Falten zusammengeschobenen Schleimhaut ausgefüllt.

Nachdem wir nunmehr den Mechanismus der eigenartigen Gelenkverbindung zwischen Ring- und Stellknorpel kennen gelernt haben, wollen wir uns zur Betrachtung jener Muskeln begeben, die für die einzelnen Stimmbandstellungen in Frage kommen. Es sind dies: der M. crico-arytaenoideus posticus, ferner der M. crico-arytaenoideus lateralis, M. thyreoarytaenoideus externus und der M. arytaenoideus transversus und obliquus.

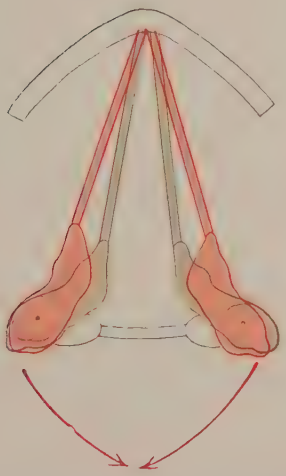
Der Musculus crico-arytaenoideus posticus weist neben einem unteren, fast senkrecht verlaufenden Anteil einen oberen auf, dessen Fasern einen annähernd horizontalen Verlauf besitzen. Die Fasern der ersteren Richtung sind ungefähr doppelt so lang wie diejenigen der letzteren. Die Muskelbündel, die einen senkrechten Verlauf besitzen, können sich infolge ihrer größeren Länge stärker verkürzen und haben daher eine größere Wirkung auf die Bewegung des Processus muscularis als die horizontal verlaufenden Fasern. Der oben erwähnte Anteil des „Posticus" bewirkt eine reine Scharnierbewegung, das heißt seine Tätigkeit bewirkt Abduktion und Hebung des Processus vocalis mit Auswärtsneigung der medialen Stellknorpelfläche. Den wagrecht verlaufenden Fasern kommt die gleiche Wirkung zu. Außerdem vermögen sie eine Schraubenbewegung zu veranlassen, womit eine Drehung des Stellknorpels verknüpft ist. Es erfolgt Abduktion des Processus vocalis. Den senkrechten Fasern des Posticus fällt noch die Aufgabe zu, zusammen mit dem Lig. crico-arytaenoideum das nach Vornesinken des Stellknorpels zu verhindern. Als Erfolg der Tätigkeit des M. crico-arytaenoideus posticus haben wir somit eine Erweiterung der Stimmritze. Die Funktion des genannten Muskels ist in Taf. XIX, Abb. 1 [1]) schematisch zur Darstellung gebracht. Seine Zugrichtung ergibt sich aus Taf. XIX, Abb. 3 [2]). Man erkennt, daß er an der Platte des Ringknorpels entspringt und sich fächerförmig ausbreitend am hinteren und lateralen Rand des Muskelfortsatzes des Stellknorpels ansetzt.

Der M. crico-arytaenoideus lateralis (anterior) entspringt vom oberen Rand der Ringknorpelspange und setzt sich an der Seitenkante und der Vorderfläche des Muskelfortsatzes des Stellknorpels an. Seine Kontraktion ergibt Drehung des Stellknorpels mit Adduktion und leichter Hebung des Processus vocalis. Dieser Vorgang äußert sich in einer Schließung der Stimmritze im Bereich der Pars interligamentosa, während

---

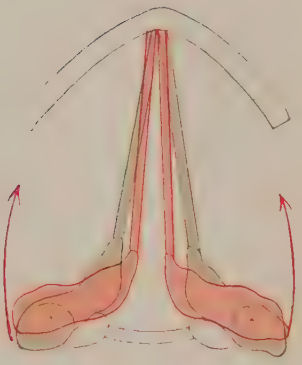
[1]) Entnommen: *L. Testud:* Traité d'anatomie humain. 7. éd. 1923. — [2]) Entnommen: *Carl Toldt:* Anat. Atlas. 4. Lieferung. 7. Aufl. Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien 1911.

Abb. 1.



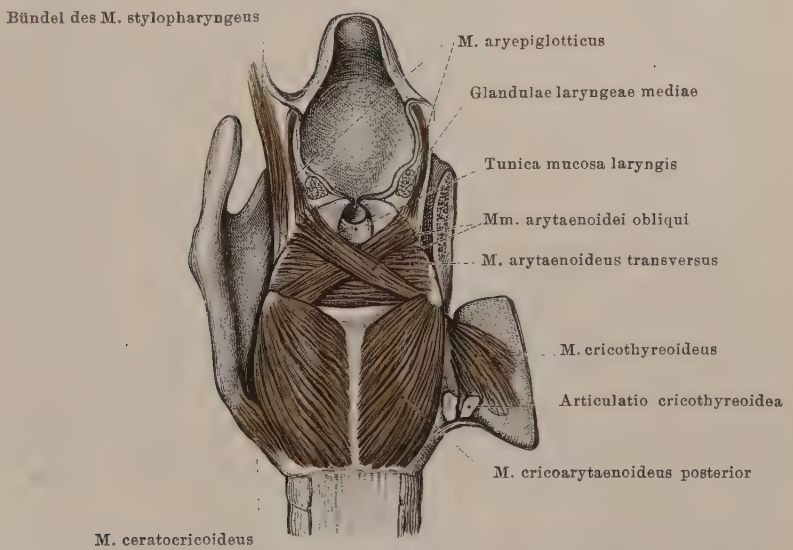
Schematische Darstellung der Wirkung des M. cricoarytaenoideus posticus. Die rote Farbe bezeichnet die Stellung der Stimmbänder und der Gießbeckenknorpel bei Tätigkeit des genannten Muskels.

Abb. 2.



Schematische Darstellung der Wirkung des M. cricoarytaenoideus lateralis. Die rote Farbe bezeichnet die Stellung der Stimmbänder und der Gießbeckenknorpel bei Tätigkeit des erwähnten Muskels.

Abb 3.

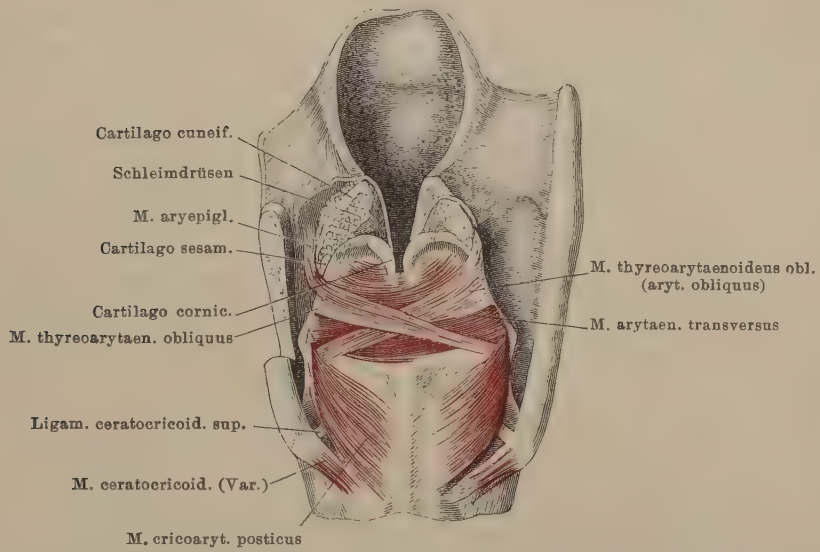


Die Muskeln des Kehlkopfes in der Ansicht von hinten. Die rechte Platte des Schildknorpels ist teilweise abgetragen.

die Pars intercartilaginea offen bleibt. Dieser Zustand der Glottis ist besonders ausgesprochen beim Hauchen. In Taf. XIX, Abb. 2 [1]) ist die Wirkung dieses Stimmritzenschließers dargestellt.

Auf den ersten Blick sehr einfach, in Wirklichkeit jedoch mannigfaltig, ist die Wirkung jener Muskelfasern, die vom Muskelfortsatz des Stellknorpels der einen Seite zu demjenigen der anderen und vom lateralen Rand des einen Stellknorpels zu dem entsprechenden des anderen ziehen. Es ist dies der M. arytaenoideus (transversus und obliquus) (vergleiche hierzu Abb. 207) [2]). Es läßt sich zunächst eine Wirkung abtrennen, die jenen Muskelfasern zukommt, welche die beiden Processus musculares mit einander verbinden. Sie öffnen die Pars interligamentosa der Glottis. Diejenigen Muskelbündel, welche die Ränder der Stellknorpel als Ursprungs-

Abb. 207.



Die Schleimhaut des Ösophagus ist, soweit sie die Muskeln der hinteren Kehlkopfwand bedeckt, neben einem Teile der äußeren Platte der Plica aryepiglottica entfernt und die hintere obere Ecke der linken Lamelle der Cartil. thyreoidea weggeschnitten.

und Ansatzstelle aufweisen, ziehen die ganzen Stellknorpel gegeneinander. Durch ihre Tätigkeit kommt die Ausfüllung der Pars intercartilaginea zustande (vgl. hierzu S. 420).

Schließlich hätten wir noch die Funktion des M. thyreo-arytaenoideus externus zu betrachten. Er setzt sich an der ganzen Crista arcuata und zum Teil an der Vorderfläche des Stellknorpels an und kommt vom Lig. crico-thyreoideum. Die gesamte Muskelmasse verläuft auf dem Conus elasticus. Sie zieht den Stellknorpel vor- und abwärts und ruft eine Scharnierbewegung hervor, und zwar in einer der Wirkung des M. cricoarytaenoideus posticus entgegengesetzten Richtung. Der Erfolg der Wirkung des M. thyreoarytenoideus externus ist eine Adduktion und Senkung des

[1]) Entnommen: *L. Testud:* Traité d'anatomie humain. l. c. — [2]) Entnommen: *J. Henle* u. *Fr. Merkel:* Grundriß der Anatomie des Menschen. 4. Aufl. 1901.

Processus vocalis und eine Aneinanderlagerung der vorderen Kanten der Stellknorpel. Es kommt zum Schluß der tiefgestellten Pars interligamentosa. Erfolgt ein Zusammenwirken mit dem M. arytaenoideus und dem M. crico-arytaenoideus lateralis, dann erfolgt ein völliger Abschluß des genannten Teiles der Glottis.

Die Betrachtung der Funktionen der erwähnten Kehlkopfmuskeln läßt uns in besonders eindringlicher Weise erkennen, daß es unmöglich ist, von der Leistung eines bestimmten Muskels aus seine biologische Bedeutung festzustellen. Es kommt uns nicht allein darauf an, zu erfahren, was dieser oder jener Muskel auf Grund der Betrachtung seiner Faserrichtung oder im Anschluß an Reizversuche für Wirkungen entfalten kann, vielmehr wollen wir wissen, was er unter den sich bei den verschiedensten Funktionszuständen im Kehlkopf ausbildenden Bedingungen vollbringt. Es kommt ganz gewiß nie vor, daß der eine oder andere Muskel für sich allein eine Tätigkeit ausführt. Zunächst wird immer eine fein geregelte Zusammenarbeit mit dem oder den Antagonisten vorhanden sein. Aber auch die Agonisten (Synergisten) unterstützen sich. Hinzu kommt, daß wir es bei dem Gelenk zwischen Stell- und Ringknorpel mit einer recht komplizierten Einrichtung zu tun haben. Die Verhältnisse liegen deshalb nicht einfach, weil erstens einmal verschiedene Arten von Bewegungsvorgängen möglich sind und dann, weil es beim Eingreifen einer bestimmten Muskelgruppe von großer Bedeutung ist, in welchem Bewegungszustand sich jenes Gelenk gerade befindet. Immer muß, wenn ein Muskel mit seiner Tätigkeit einsetzt, für seine Wirkung ein Halt durch andere Muskeln gegeben sein. Wir können nicht einfach schematisch von Stimmbandöffnern und -schließern sprechen, vielmehr müssen wir stets der Bedingungen eingedenk sein, unter denen sich die Muskelwirkungen vollziehen. Erwähnt sei, daß sich während der Tätigkeit der Kehlkopfmuskeln und insbesondere auch des M. vocalis Aktionsströme ableiten lassen[1]).

Hier sei kurz angefügt, daß wiederholt der Versuch unternommen worden ist, den sog. Taschenbändern eine Bedeutung bei der Stimmgebung zuzusprechen[2]). Bei uns kommt ihnen in dieser Beziehung kaum irgend eine Bedeutung zu, ebensowenig ist das beim *Morgagni*schen Ventrikel der Fall, der als Resonanzraum angesprochen worden ist. Die Taschenbänder sind mit einer reichlich Drüsen enthaltenden Schleimhaut versehen. Der „Schleimhaut" der Stimmbänder, die Plattenepithel aufweist, fehlen solche ganz.

Einen sehr großen Fortschritt für die Erforschung der Funktionen der einzelnen Anteile des Kehlkopfes bedeutete die Einführung des Kehlkopfspiegels. Nach verschiedenen Anläufen[3]), eine Methode zur Beobachtung der im Kehlkopf sich vollziehenden Vorgänge zu erhalten, glückte es dem Gesanglehrer Manuel Garcia[4]) im Jahre 1854 an sich selbst mit

---

[1]) *K. Amersbach:* Z. f. d. ges. exper. Med. **28**. 122 (1922); **29**. 710 (1922). — [2]) Vgl. z. B. *Rossbach:* Physiol. u. Path. der menschl. Stimme. Würzburg 1869. — *Stoerck:* Klinik der Krankheiten des Kehlkopfes. Stuttgart 1880. — [3]) Vgl. die Geschichte der Entdeckung der indirekten Laryngoskopie bei *A. Seiffert* im Handbuch der Hals-, Nasen- und Ohrenheilkde. l. c. **1**. 762 (1925). — [4]) *Manuel Garcia:* Beobachtungen über die menschliche Stimme. Deutsch von *L. v. Schrötter:* Monatsschr. f. Ohrenheilkde. Nr. 1, 3—6 (1878); Physiol. observ. on human voice. Proceed. of the royal soc. of London (A. u. B.). **7**. 399 (1855).

Hilfe eines Spiegels das Bild des Kehlkopfeinganges zu beobachten. Er verwandte diese Methode, um der Ausbildung im Gesang eine wissenschaftliche Grundlage zu erteilen. Erst im Jahre 1858 haben dann *Türck*[1]) und *Joh. Nep. Czermak*[2]) die Methode des Kehlkopfspiegelns zu diagnostischen Zwecken verwendet und weiter ausgebaut. Jetzt verfügen wir über eine ganze Reihe von Methoden zur Betrachtung des Kehlkopfeinganges und darüber hinaus zur Erkennung tiefer gelegener Teile des Luftweges (Bifurkation der Trachea). Bei der gewöhnlichen Anwendung des Kehlkopfspiegels, der sog. Laryngoskopie, wird nicht das Objekt selbst gesehen, sondern sein virtuelles Bild.

Die Glottis ist, wie wir schon aus der Schilderung des Verhaltens der Stimmbänder erkannt haben, je nach den vorhandenen Bedingungen verschieden weit. Ferner ist die Gestalt der Stimmritzenöffnung eine verschiedenartige. Schon der Umstand, daß die Pars interligamentosa geschlossen und die Pars intercartilaginea mehr oder weniger offen oder aber auch verschlossen sein kann, macht das Bild, das der zwischen den Stimmlippen befindliche Raum dem Auge darbietet zu einem mannigfaltigen. Man hat zunächst zwei Stellungen der Glottis festgehalten. Es ist dies einmal diejenige, die bei der gewöhnlichen Ein- und Ausatmung zu sehen ist und diejenige, die sich bei der Phonation darbietet. Man hat von einer Glottis respiratoria und phonatoria gesprochen (vgl. hierzu Taf. XX, Abb. 1 u. 2[3]). Man erkennt in Taf. XX, Abb. 1, die weit geöffnete Glottis und in Taf. XX, Abb. 2, die geschlossene. Während aus naheliegenden Gründen das Bild, das vor allem die Stimmbänder darbieten, in der Respirationsstellung keine weiteren Besonderheiten aufweist, wobei die Möglichkeit einer stärkeren Erweiterung der Stimmritze bei verstärkter Atmung vorhanden ist, bieten die Stimmbänder und insbesondere die Stimmlippen in der Phonationsstellung wechselnde Bilder dar, die von höchstem Interesse für die Deutung der Funktion des Stimmapparates bei bestimmter Stimmgebung sind.

Beobachtet man die Glottis während ruhiger Respiration, dann erkennt man leicht die geöffnete Pars interligamentosa und intercartilaginea. Erfolgt nun Übergang in Phonationsstellung, dann rücken zunächst die Stellknorpelspitzen zusammen — Wirkung der Mm. arytaenoidei. Dann erfolgt unter Mitwirkung des M. thyreo-arytaenoideus externus und des M. crico-arytaenoideus lateralis Abschließung der Pars intercartilaginea. Nun tritt erst der Verschluß der Pars interligamentosa ein. Dann kommt es im Augenblick der Stimmgebung zur Anspannung des M. vocalis[4]).

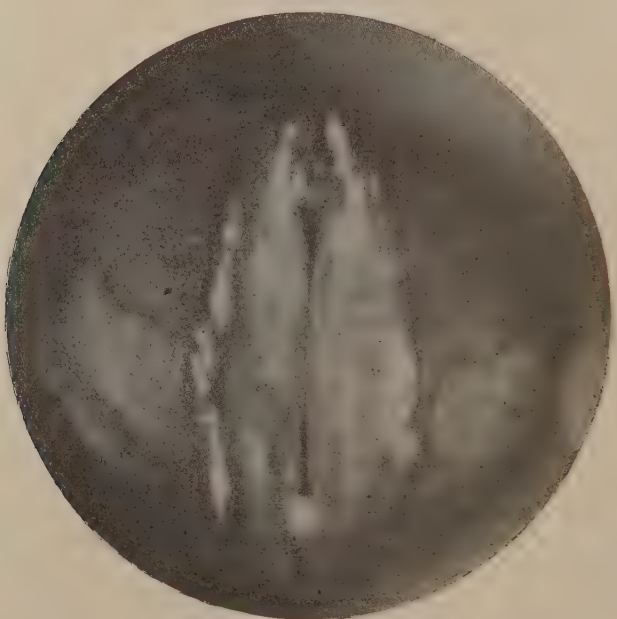
Wir müssen nun einfügen, daß bei der menschlichen Stimme zwei sog. Register unterschieden worden sind, nämlich eine sog. Bruststimme und eine Fistel-, Falsett- bzw. Kopfstimme. Die erstere umfaßt die tieferen Töne bis zu einer gewissen Höhe (vgl. hierzu S. 412). Sie ist voller und reicher an tieferen Obertönen als die Kopfstimme. Sie erstreckt sich auf etwa zwei Oktaven. Die Bezeichnung Bruststimme stammt daher, weil

---

[1]) *Türck:* Der Kehlkopfspiegel und die Methode seines Gebrauches. Z. f. d. Gesellsch. d. Ärzte zu Wien. Nr. 26, 28. Juni 1858. — [2]) *Czermak:* Über den Kehlkopfspiegel. Wiener med. Wochenschrift. Nr. 13, 27. März 1858; vgl. auch Gesammelte Schriften. 1. Abt. 2. Wilh. Engelmann, Leipzig 1879. — [3]) Entnommen: *A. Seiffert* im Handbuch der Hals-, Nasen- und Ohrenheilk. l. c. 1 (1925). — [4]) Vgl. hierzu *Curt Elze* im Handbuch der Hals-, Nasen- und Ohrenkr. l. c. 1. 247 (1925).

die Stimme aus der Tiefe der Brust zu kommen scheint. Der Thorax zeigt Erschütterungen (Pektoralfremitus)[1]. Zur Hervorbringung der höchsten Töne wird die Kopfstimme verwendet. Es wird dabei der Kehlkopf nach oben und zugleich nach hinten gezogen und nahe dem Zungenbein festgelegt. Die Betrachtung des Verhaltens der Glottis und der Stimmlippen hat für die Brust- und Kopfstimme charakteristische Unterschiede ergeben (vgl. Abb. 208—210)[2]. Bei der ersteren ist offenbar der gesamte M. vocalis in Anspruch genommen. Die Stimmlippen erscheinen verdickt, ihre Oberfläche ist konvex, abgerundet. Die Stimmlippen werden abwechselnd geschlossen und geöffnet (die Weite der Glottis wechselt zwischen

Abb. 208.

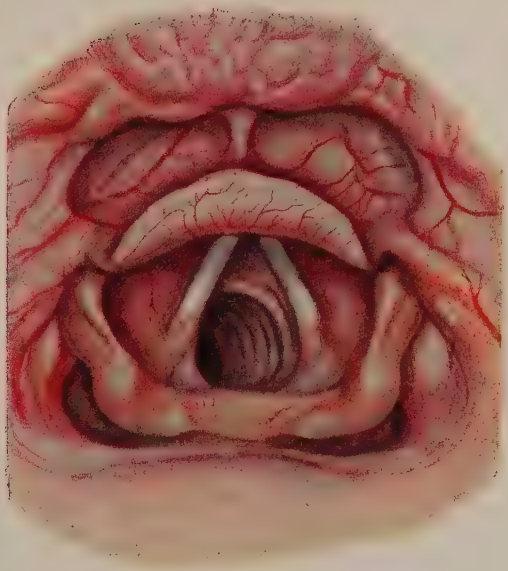


Stroboskopische Photographie der Stimmlippen beim Brustton c^1. Phase des Glottisschlusses. Die Stimmlippen zeigen wulstige Oberflächen und sind wie Mundlippen fest aneinandergepreßt. Bariton forte.

0 und $1^1/_2$ *mm*). Bei der Hervorbringung der Kopfstimme zeigen die Stimmlippen im Gegensatz hierzu einen dünnen Rand und eine flache Oberfläche. Die Stimmlippen berühren sich nicht. Sie sind in ihrer ganzen Länge durch einen schmalen Spalt von einander getrennt. Das verschiedene Verhalten der Stimmbänder bei der Brust- und Kopfstimme in bezug auf ihre Stellung zueinander bewirkt, daß bei der ersteren der Luftverbrauch geringer ist als bei der letzteren; ferner ergeben sich bei der Bruststimme

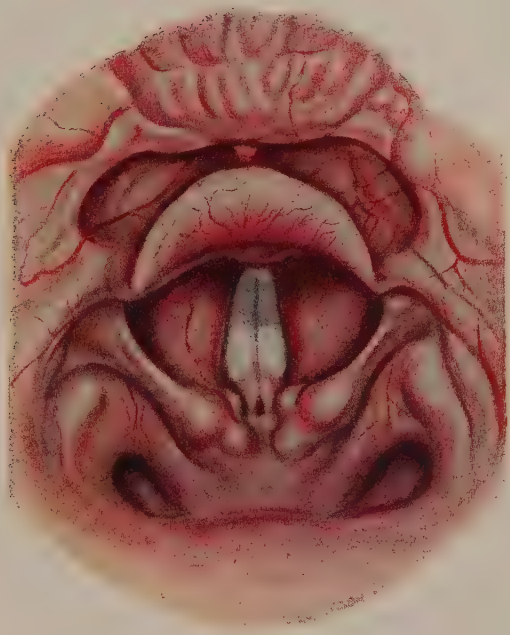
[1]) Vgl. hierzu u. a. *Max Giesswein: Passow-Schäfers* Beiträge. **22**. 82 (1925). Hier findet sich weitere Literatur. — [2]) Entnommen: *H. Musehold:* Allgemeine Akustik und Mechanik des menschlichen Stimmorgans. J. Springer, Berlin 1913; vgl. auch Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. **7**. 1 (1898).

Abb. 1.



Glottis respiratoria.

Abb. 2.



Glottis phonatoria.

während des Stadiums des Verschlusses der Glottis bedeutend höhere Drucke im subglottischen Raume [1]) als bei der Kopfstimme. Die Spannung des Stimmbandes wird bei der letzteren in der Hauptsache durch den M. crico-thyreoideus besorgt, während vom M. vocalis nur ein kleiner Strang in Tätigkeit gerät [2]). Es ließ sich ferner beobachten, daß beim gleichen Klang bei der Kopfstimme die Entfernung des Ringknorpels vom Schildknorpel größer ist als bei der Bruststimme. Somit muß bei der Kopfstimme zum Ausgleich der längeren schwingenden Stimmlippen eine stärkere Spannung herrschen, denn sonst müßte der Klang tiefer ausfallen als bei der Bruststimme. Beide Arten von Stimmen erfordern eine ganz

Abb. 209.

Der gleiche Ton wie in Abb. 208 — nicht stroboskopisch — mezzo forte. Der Glottisschluß ist weniger fest, dementsprechend liegt die Glottislinie tiefer.

verschiedene Anstrengung. Während bei der Bruststimme der Klang relativ lange gehalten werden kann, ist das bei der Kopfstimme nicht der Fall.

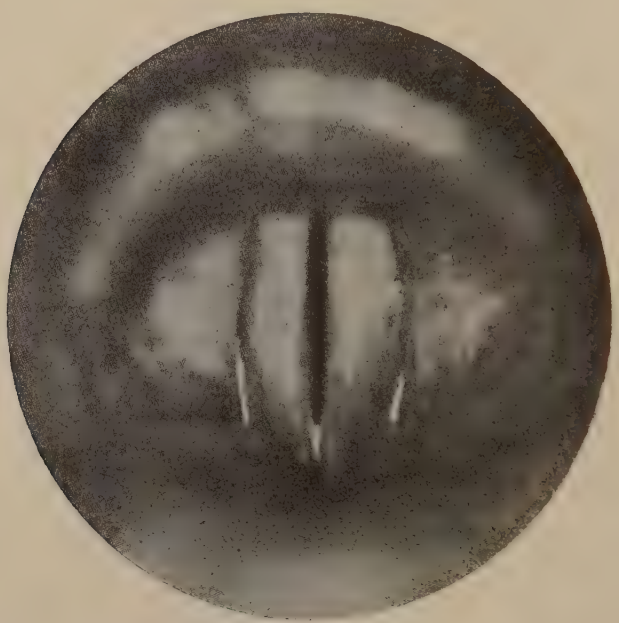
Werfen wir nunmehr einen Blick auf die Möglichkeiten der Hervorbringung von Klängen in verschiedener Höhe und in den beiden genannten Registern, dann erkennen wir ohne weiteres, wieviele auf das feinste

---

[1]) Vgl. über den subglottischen Druck Physiologie II. S. 367. — [2]) *Lehfeldt:* Nonnulla de vocis formatione. Berlin 1835. — *F. Oertel:* Zbl. f. d. med. Wissenschaften. **16**. 81, 99 (1878). — *D. Koschlakoff: Pflügers* Arch. **34**. 38 (1884); **38**. 428 (1886). — *L. Rethi:* Sitzungsber. der Wiener Akad., math.-naturw. Kl. **105**. (3). 197 (1896); **106**. (3). 66 (1897). — *J. Katzenstein:* Z. f. klin. Med. **62**. 241 (1907). — *Musehold:* Allg. Akustik und Mechanik des menschlichen Stimmorganes. J. Springer, Berlin 1913.

assoziierte Bewegungsvorgänge und fein abgestufte Innervationen dazu erforderlich sind. All das vollzieht sich nach erfolgter Einübung ohne Beteiligung von auf Einzelheiten der erforderlichen Bewegungsvorgänge eingestellten Willensimpulsen vom Komplex: sensorisches → motorisches Sprachzentrum → motorische Zentren der für die Stimm- und Sprachgebung in Frage kommenden Muskelgebiete mit den zugehörigen Leitungsbahnen aus. Als Mittel zur Einstellung einer bestimmten Klanghöhe haben wir zunächst die Veränderung der Spannung des Stimmbandes, und zwar im wesentlichen durch Veränderung des Abstandes seiner Ansatzstellen am Schild- und Ringknorpel. Diese Wirkung fällt dem M. crico-thyroideus

Abb. 210.



Stimmlippenstellung bei tiefem mit geringer Spannung der Stimmlippen gesungenem Falsetton. Weitklaffende spindelförmige Glottis. (Bariton.)

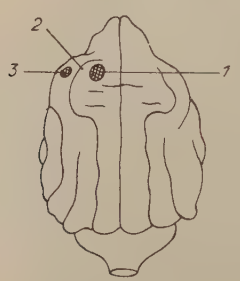
zu. Dazu kommt dann die Spannung des M. vocalis, die wohl in der Regel zu keiner Veränderung der Länge des Muskels führt, wohl aber zu einer Zunahme der inneren Spannung. Nun kann, wie wir eben erfahren haben, der ganze Muskel in Kontraktion geraten, oder aber es sind nur einzelne Teile davon dabei beteiligt. Eine Veränderung der Klanghöhe kann auch dadurch zustande kommen, daß die schwingende Stimmlippenlänge verändert wird. Je kürzer der schwingende Anteil ist, umso höher ist die Klanghöhe. Wir haben S. 423, erwähnt, daß sich beim Beginn der Phonation die Anteile der Pars intercartilaginea zuerst zusammenlegen und dann diejenigen der Pars interligamentosa folgen. Es kann nun zugleich von hinten her ein in steigendem Maße größerer Anteil der Stimmbänder vom Schwingen ausgeschlossen werden. Ferner kommen auch dadurch Ver-

änderungen in der Länge der schwingenden Stimmbandlippen zustande, daß sie nicht in einer Ebene zu liegen brauchen (es dürfte das an und für sich während der Phonation überhaupt ein Ausnahmezustand sein!), vielmehr ist die Glottis, wie wir das S. 419 geschildert haben, während der Tätigkeit bestimmter Kehlkopfmuskeln bald höher, bald tiefer eingestellt. Bei der letzteren Einstellung sind die Stimmbänder gegen den vorderen Rand der Stellknorpel zu abgeknickt. Auf diese Weise kommt es zur Ausschaltung eines Teiles des Stimmbandes bei der Klanggebung. Es sei an dieser Stelle ausdrücklich hervorgehoben, daß ein Verständnis für die mannigfaltige Klanggebung unter Beteiligung der Stimmbänder nur dann möglich ist, wenn man ihre ganze Stellung der Wirklichkeit entsprechend unter räumlichen Verhältnissen betrachtet.

Im Anschluß an die Funktionen der Kehlkopfmuskeln müssen wir uns der Frage nach ihrer Innervation zuwenden. Uns interessiert zunächst die Lage jener Stellen in der Großhirnrinde, von denen aus unter Mitwirkung des motorischen Sprachzentrums Impulse zu jenen Kernen von Nerven gesandt werden, von denen aus Leitungsbahnen zu den eben erwähnten Kehlkopfmuskeln verlaufen. Freilich gelangen wir auf diesem Weg nicht zu einer Erfassung aller jener Vorgänge, an denen Muskeln beteiligt sind, die bei der Stimm- und Sprachgebung mitwirken, denn es kommen außer der genannten Muskulatur noch andere Muskelgebiete in Betracht. Wir haben bereits S. 411 auf die große Bedeutung der Konfiguration des Ansatzrohres für die Stimm- und Sprachbildung hingewiesen, und zwar kommt es in den sich den Stimmbändern nach oben anschließenden Räumen zu mancherlei charakteristischen Beeinflussungen ihrer Gestaltung. Sie machen sich, abgesehen von direkten Beteiligungen bei der Bildung von Anteilen der Sprachbildung insbesondere in der Erteilung einer bestimmten Klangfarbe geltend. Wir kommen hierauf noch zurück und wollen hier nur ganz allgemein hervorheben, daß alle jene Muskeln für die Stimm- und Sprachbildung in Betracht kommen, die jenen Kanal in seiner Innengestalt zu verändern vermögen, durch den die aus der Lunge kommende und in sie von außen gelangende Luft strömt. Es ist dies der nach vorne durch die Lippen und nach hinten durch die Stimmbänder begrenzte Raum. Innerhalb dieser Strecke ist es insbesondere die Zunge, die durch ihre so mannigfaltigen Stellungs- und Gestaltsänderungen verändernd auf die Gestaltung jenes Raumes einwirken kann. Dazu kommt die Möglichkeit der Veränderung der Stellung der Seitenwände der Mundhöhle (Wangenwände!). Ferner kann die Gegend vor und hinter dem Gaumensegel bedeutsame Veränderungen erleiden, z. B. durch Freigabe des Zuganges zur Nasenhöhle und ferner durch Veränderung der Lage des Zungenbeines mit Einschluß derjenigen des Kehlkopfes. Es erhellt ohne weiteres, daß eine unübersehbar große Anzahl von Möglichkeiten der Ausgestaltung des Ansatzrohres möglich ist. Hinzu kommt noch sein ganzer Bau. Er ist individuell sehr verschieden. Die ganze Anlage des Ansatzrohres und die bei der Stimm- und Sprachgebung einherlaufenden Veränderungen haben etwas individuell Charakteristisches an sich. Wir erkennen uns bekannte Personen vielfach, ohne sie zu sehen, wenn sie sprechen. Es ist die Eigenart der Klangfarbe, die charakteristisch ist. Hinzu kommt dann noch der Grundcharakter der verwendeten Sprache, der auch eine verschiedene Anwendungsweise der in Frage kommenden Muskulatur bedingt.

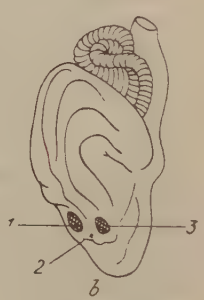
Aus naheliegenden Gründen sind wir über das Rindenzentrum für die Betätigung der Kehlkopfmuskulatur — kurz als Kehlkopfbewegungszentrum bezeichnet — beim Menschen nicht so weitgehend unterrichtet, daß wir es genau abzugrenzen vermöchten. Es spricht vieles dafür, daß es seinen Sitz am Fuße der dritten Stirnwindung bzw. im unteren Teil der aufsteigenden Stirnwindung hat. Versuche an Tieren und insbesondere an Hunden haben ergeben, daß die Verhältnisse nicht einfach liegen[1]). Finden sich nun schon bei Wesen, bei denen die Stimmbildung sich in bescheidenen Grenzen hält, recht verwickelte zentrale Anordnungen für die Bewegungen innerhalb des Kehlkopfgebietes, dann dürfen wir ohne weiteres annehmen, daß sie bei uns nicht einfacher sind, handelt es sich doch bei uns um außerordentlich viel mannigfaltigere und feiner abgestufte Impulse als bei jenen. Zunächst sei hervorgehoben, daß Reizversuche im Gebiete des Gyrus praecrucialis *(Owen)* beim Hunde ergeben haben, daß es gelingt, von der einen Hemisphäre aus die Kehlkopfmuskeln beider

Abb. 211.



Ansicht von oben.

Abb. 212.



Ansicht von der Seite.

Kehlkopfzentren im Hundegehirn.

1 = *Krauses*ches Kehlkopfbewegungszentrum. *2* = neues Rindenfeld für die gleichseitige Hälfte der Zunge, der Lippenwinkel und dem weichen Gaumen. *3* = neues Reflexbewegungszentrum in der zweiten Windung.

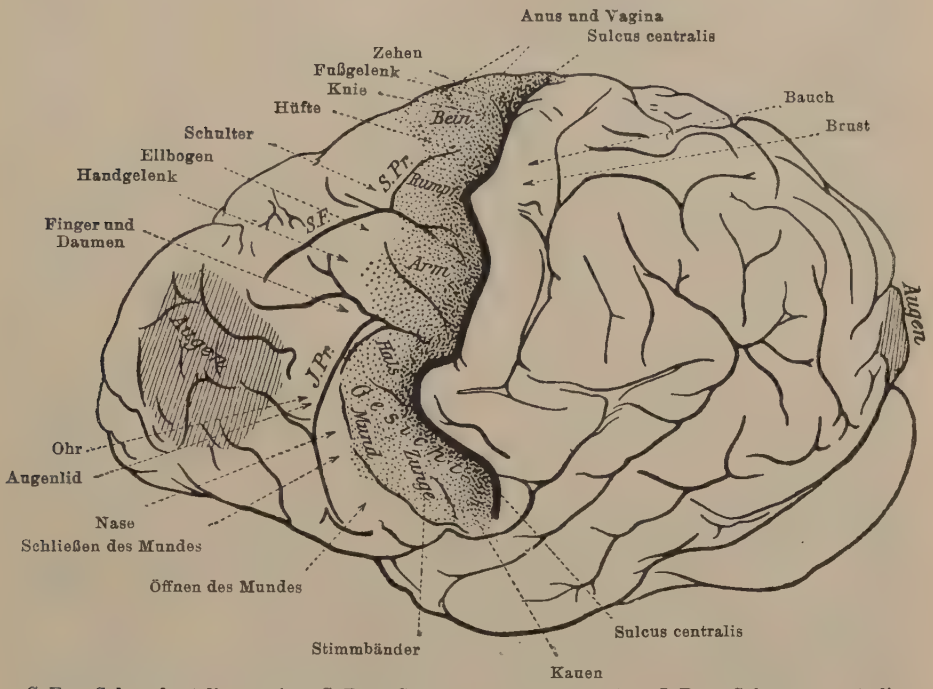
Seiten zu innervieren, jedoch glückte es auch eine Kontraktion von Kehlkopfmuskeln der Gegenseite auszulösen, ohne daß auf der gleichen Seite ein Erfolg eintrat[2]). Dieser Befund ist außerordentlich bedeutungsvoll. Ohne jeden Zweifel sind die Kehlkopfmuskeln in dem genannten Zentrum beider Hemisphären vertreten, zugleich besteht jedoch auch eine unilaterale, gekreuzte Innervation. Dieser Umstand macht sich auch dadurch geltend, daß bei Reizung von Stellen des erwähnten Zentrums zwar eine bilaterale Bewegung im Kehlkopf ausgelöst wird, jedoch ist sie auf der gegenüberliegenden Seite kräftiger[3]).

---

[1]) *H. Krause:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 203 (1884). — Vgl. ferner *F. Semon* und *V. Horsley:* Philosoph. transact. of the royal soc. of London. 5. 181 (1890). — *J. W. Mott:* Brit. med. j. 1419 (1890). — *R. Klemperer:* Arch. f. Laryng. und Rhinol. 2. 329 (1895). — *A. Onodi:* Die Anatomie und Physiol. der Kehlkopfnerven. O. Coblentz. Berlin 1902. — [2]) *G. Masini:* Acta d. roy. acad. di Torino. März 1888; Arch. ital. di laringol. 8. 45 (1888). — *J. Katzenstein:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 396 (1905); Arch. f. Laryngol. und Rhinol. **20**. 500 (1907). — [3]) Vgl. die ausgedehnte Literatur über das Problem der Kehlkopfbewegungszentren bei *E. v. Skramlik* im Handbuch der Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde. l. c. **1**. 581 ff.

Außer dem eben erwähnten, nach dem Entdecker *Krause*schen Kehlkopfbewegungszentrum genannten Zentrum ist von *Katzenstein*[1]) ein weiteres im Gehirn des Hundes aufgefunden worden. Er fand nämlich bei Reizung benachbarter Anteile der Großhirnrinde (vgl. Abb. 211 und 212)[2]) gleichfalls Kontraktionen im Gebiete der Kehlkopfmuskulatur, und zwar konnten verschiedene Bewegungen ausgelöst werden. Es zeigte sich zugleich, daß in nächster Nachbarschaft des *Krause*schen Zentrums Rindenfelder für die Bewegung der Lippen, der Zunge und des Gaumens vorhanden sind. Wird die Rinde im Gyrus centralis anterior in seinem steil nach

Abb. 213.



S. F. = Sulcus frontalis superior. *S. Pr.* = Sulcus praecentralis superior. *J. Pr.* = Sulcus praecentralis inferior.

unten abfallenden Teil etwa 0·5—0·75 *cm* oberhalb des *Krause*schen Zentrums gereizt, so erfolgt nach kurzer Einatmung eine ausgiebige Exspiration, zugleich kommt es zur Lautgebung. Es offenbart sich offenbar in diesem Versuche die enge Gemeinschaft von Atmung und Lautgebung. Leider vermögen wir die in Frage kommenden Zentren nur mit einiger Wahrscheinlichkeit in der Großhirnrinde des Menschen zu lokalisieren. Es möge die Abb. 213[3]) einen Ersatz bieten. Sie stellt die linke Großhirnhemisphäre eines Schimpansen (Troglodytes niger) dar. Die bezeichneten Stellen sind mittels faradischer Reizung ausfindig gemacht worden[4]).

---

[1]) *J. Katzenstein:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 396 (1905). — [2]) Entnommen: *J. Katzenstein:* Arch. f. (Anat. u.) Physiologie. l. c. — [3]) Entnommen: *Grünbaum* und *Sherrington:* **72**. 152 (1904); vgl. auch **69**. 206 (1902). — [4]) Vgl. *Grünbaum* und *Sherrington:* l. c.

Was geschieht nun, wenn die erwähnten Rindenfelder zerstört werden? Hierauf geben zunächst die schon mehrfach erwähnten Beobachtungen an Tieren und insbesondere am Hunde ohne Großhirn Antwort. Derartig operierte Tiere zeigen noch Lautgebung[1]). Großhirnlose Hunde bellen, jedoch läßt sich zeigen, daß die feinere Einstellung der Stimmbänder gelitten hat. Es fehlt die kontrollierende Mitwirkung des Zentrums für die entsprechenden Bewegungsvorstellungen. Der Umstand, daß immerhin noch eine koordinierte Tätigkeit der Kehlkopfmuskeln ohne jene Rindenzentren möglich ist, führt zu der Annahme anderweitiger Zentren. Ein solches befindet sich in der Gegend des hinteren Vierhügelpaares[2]). Auch beim Menschen ist ein solches Zentrum nach Beobachtungen an Anenzephalen, d. h. Neugeborenen ohne Gehirn, vorhanden. Seine Lage ist jedoch nicht genau bekannt. Eine willkürliche Betätigung der Kehlkopfmuskulatur ist von diesem subkortikalen Phonationszentrum aus nicht möglich. Impulse erhält es durch sensible Bahnen. Die Phonation ist in diesem Falle als ein Reflexvorgang zu betrachten. Bei dieser Gelegenheit sei auf das S. 366 Dargelegte verwiesen und nochmals darauf aufmerksam gemacht, daß auch den in Betracht kommenden kortikalen Zentren von der Peripherie aus beständig Impulse zuströmen, und zwar ausgehend von allen bei der Stimmgebung beteiligten Stellen, wie Lippen-, Gaumen-, Kehlkopfinneres usw. Jede Bewegung führt zur Auslösung von Erregungen, die zentripetal weiter geleitet werden und unaufhörlich mit an der Überwachung der einzelnen Bewegungsvorgänge teilnehmen.

Ein weiteres Reflexzentrum für Phonation findet sich im Lobus anterior cerebelli[3]). Nach Exstirpation dieses Anteils des Kleinhirnes sind Störungen in der Haltung und Bewegung der Stimmbänder beobachtet worden. Hunde bleiben nach der Entfernung des genannten Hirnteiles zunächst stumm. Nach $1^1/_2$—2 Monaten beginnen sie wieder mit eigentümlich hoher und blechern klingender Stimme zu bellen. Es genügt, an Stelle des ganzen Lobus anterior seinen unteren Teil zu entfernen. Es kommt offenbar einzig das Gebiet des Lobulus centralis in Frage. Von hier aus erfolgt nicht nur Innervation der Kehlkopf-, sondern auch der Unterkiefermuskulatur. Die erstere bedingt Lautgebung. Der Einfluß des genannten Zentrums äußert sich bilateral, doch scheint auch von ihm aus eine Bevorzugung der einen Seite zu erfolgen. Wird der Lobulus centralis gereizt, dann erfolgt Hebung des ganzen Kehlkopfes, starke Adduktion der Stimmlippen und Anspannung der Kiefermuskulatur. Der Bewegung der Stimmlippen kann ein Abduktion vorausgehen.

Schließlich ließen sich auch Kehlkopfbewegungen von der Medulla oblongata aus hervorrufen, und zwar erfolgt durch

---

[1]) *Fr. Goltz: Pflüger*s Arch. **13**. 1 (1876); **14**. 412 (1877); **20**. 1 (1879); **26**. 1 (1881). — *M. Rothmann:* Neurol. Zbl. **31**. 274 (1912). — [2]) Vgl. hierzu *F. Klemperer:* Arch. f. Laryng. u. Rhinol. **2**. 329 (1895). — *Broeckaert:* Flandr. méd. **2**. 796 (1895). — *Grabower:* Arch. f. Laryngol. a. Rhinol. **6**. 42 (1897). — *J. Katzenstein:* Arch. f. Laryng. u. Rhin. **20**. 509 (1908). — *Onodi:* Die Anatomie und Physiol. d. Kehlkopfnerven. O. Coblentz, Berlin 1912. — [3]) *J. Katzenstein* und *M. Rothmann: Passow-Schäfer*s Beitr. **5**. 380 (1912). — *Grabower:* Arch. f. Laryng. u. Rhinol. **26**. 1 (1912). — Vgl. auch *M. Lewandowski:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 174 (1903). — *K. Bonnhoefer:* Monatsschr. f. Psychiatr. u. Neurol. **24**. 379 (1908). — Vgl. auch *J. G. Dusser de Barenne* im Handbuch d. Neurol. d. Ohres (herausg. v. *Alexander* und *Marburg*). **1**. 640. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1923.

Reizung Glottisschluß bzw. Glottisöffnung. Über die genauere Lokalisation der Stellen, von denen aus Kehlkopfmuskeln bestimmte Impulse erhalten, herrscht keine volle Übereinstimmung[1]). So wird angegeben, daß bei Reizung des hinteren Randes des Calamus scriptorius Glottisschluß erfolgt, während diejenige eines Gebietes in der Ala cinerea zu Glottisöffnung führt. Es ist leicht möglich, daß bei den Reizversuchen zum Teil Leitungsbahnen, die mit den Kehlkopfmuskeln in Beziehung stehen und zum Teil jener Kern des Nervus vagus, der ihre Innervation leitet, nämlich der Nucleus ambiguus[2]), getroffen worden sind[3]). Der genannte Kern stellt das peripherste Zentrum für die Versorgung der Kehlkopfmuskeln mit Impulsen dar. Es liegt dorsal von der Olive und enthält große multipolare Ganglienzellen von jener Art, wie wir sie in der Vorderhornsäule des Rückenmarkes antreffen. Die von dem Nucleus ambiguus ausgehenden Nervenfasern verlaufen zunächst dorsal- und etwas medialwärts gegen den dorsalen Vaguskern zu, um dann aber, bevor dieser erreicht ist, scharf abzubiegen. Sie durchbrechen dann das spinale Trigeminusfeld. Die proximalen Zellen des genannten Vaguskernes stehen in Beziehung zur quergestreiften Schlund- und Speiseröhrenmuskulatur und zum M. crico-thyreoideus. Sein mittlerer Teil versorgt den weichen Gaumen, während der kaudale Teil Nervenfasern zu den übrigen Kehlkopfmuskeln sendet. Wir erkennen aus dieser Darstellung, daß die peripheren, für die Innervation in Betracht kommenden Nervenbahnen, nämlich der N. laryngeus superior und N. laryngeus inferior (Recurrens)[4]) in der Medulla oblongata im Nucleus ambiguus eine gesonderte Vertretung besitzen. Der erstere Nerv versorgt, wie schon erwähnt, den M. crico-thyreoideus, während der zweite alle übrigen Kehlkopfmuskeln innerviert. Abgesehen von individuellen Besonderheiten finden sich in der Peripherie Verbindungen zwischen den genannten Nervengebieten[5]). Die Nn. laryngei führen motorische, sensible, parasympathische und auch sympathische Fasern[6]). Die sensiblen Vagusfasern, die Erregungen vom Schlund und Kehlkopf, von der Trachea und den Bronchien zentralwärts leiten, haben Beziehungen zu Ganglienzellen des Ganglion jugulare und nodosum. Von diesen aus ziehen die sensiblen Vagusbahnen zum Fasciculus solitarius und enden, nachdem sie noch eine Strecke nach abwärts gelaufen sind, im Nucleus fasciculi solitarii[7]).

Von den beiden Nn. laryngei führt der obere hauptsächlich sensible Fasern und der untere (Recurrens) vorwiegend motorische. Wird der eine Recurrens ausgeschaltet, dann wird die gleichseitige Stimmlippe stillgelegt; wird dagegen der N. laryngeus superior durchschnitten, dann erfolgt Lähmung des M. crico-thyreoideus und gleichzeitig gelingt es nicht mehr, Reflexe vom Kehlkopf aus auszulösen. Die Außerfunktionsetzung des genannten Muskels äußert sich in rauher, heiserer Stimme. Die Stimmlippe

---

[1]) *F. Semon* und *V. Horsley:* Deutsche med. Wschr. 672 (1890). — *R. Dubois-Reymond* und *J. Katzenstein:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 513 (1901). — Vgl. auch *M. Rothmann:* Neurol. Zbl. **31**. 274 (1912). — [2]) Vgl. hierzu Abb. 163, S. 489 in: Physiologie II. — [3]) *Grabower:* Zbl. f. Physiol. **3**. 505 (1889). — *M. Grossmann:* Sitzungsber. der Akad. zu Wien, math.-physikal. Kl. **98**. (3). 466 (1890). — [4]) Über seinen peripheren Verlauf vgl. z. B. *Paul Schultz* und *Dorendorf:* Arch. f. Laryngol. **15**. 217 (1904). — [5]) Über einen N. laryngeus medius, der als besonderer Ast vom Ramus pharyngeus vagi abgeht, vgl. *S. Exner:* Zbl. f. Physiol. **2**. 629 (1888). — [6]) Vgl. hierzu Physiologie II, Vorlesung 21. — [7]) Vgl. *Molhaut:* Le nerve vague. Etude anat. et expérim. Louvain 1914.

der Seite, auf welcher der N. laryngeus superior ausgeschaltet ist, hängt schlaff herab.

Wir haben wiederholt auf den Umstand hingewiesen, daß sensible und motorische Leistungen ganz allgemein auf das engste verknüpft sind. Der Nervus laryngeus superior bietet in dieser Hinsicht ein ganz besonders eindringliches Beispiel dar, konnte doch gezeigt werden, daß nach seiner Durchschneidung eine Lähmung aller Kehlkopfmuskeln eintreten kann [1]), der nach einiger Zeit Degeneration folgt. Wir erkennen in dieser Feststellung, daß es nicht genügt, daß der N. laryngeus inferior funktionstüchtig bleibt, und ferner auch das ihm zugehörige Zentrum zunächst ohne Störung ist. Es fehlen Impulse, die vom Kehlkopf ausgehend über den sensiblen Vaguskern dem motorischen zugetragen werden. Bleiben diese aus, dann kommt der ganze Apparat zum Stillstand. Interessanterweise hat die Ausschaltung des N. laryngeus superior auf einer Seite nicht immer die geschilderten Folgen. Es rührt dies offenbar daher, daß Nervenfasern, die von der einen Seite an den Kehlkopf herantreten, nicht selten die Medianlinie überschreiten. Erwähnt sei auch noch, daß die nach Rekurrensdurchschneidung eintretende Erweiterung der Glottis sich noch etwas vermehrt, wenn zugleich der N. laryngeus superior ausgeschaltet wird. Wahrscheinlich kommt auch hierin der Fortfall sensibler Impulse zum Vorschein.

Von der Kehlkopfschleimhaut aus lassen sich Reflexvorgänge auslösen. Kehlkopfreflexe sind von der hinteren Wand des Kehlkopfes leichter auslösbar als von der vorderen. Wir haben ihrer bereits gedacht und gesehen, daß ein Schutzreflex vorliegt. Gelangen feste oder flüssige Bestandteile oder die Schleimhaut reizende Gase in den Kehlkopf, dann erfolgt zunächst Schluß der Glottis und dann Sprengung des Verschlusses, wobei es zur Abweisung der eingedrungenen Fremdstoffe kommt (Hustenreflex) [2]).

Wir beobachten ferner während der Inspiration eine Erweiterung und während der Exspiration eine Verengerung der Stimmritze [3]). Dieser sog. Atemreflex kommt offenbar dadurch zustande, daß dem Atemzentrum durch sensible Vagusbahnen Erregungen zugeleitet werden, die dann auf das motorische Kehlkopfzentrum in der Medulla oblongata übergehen [4]). Es sind bei Tieren noch zahlreiche Stellen beschrieben worden, von denen aus die Glottisweite beeinflußt wird [so bei Berührung der Nasenschleimhaut, bei Bewegungen des Brustkorbes [5]) usw.] [4]). Interessant ist der reflektorische, bei der Kotentleerung und beim Geburtsakt während des Pressens einsetzende Glottisverschluß.

Betrachten wir nun noch die Folgen der Ausschaltung des N. laryngeus inferior. Bei jugendlichen Tieren erfolgt in der Regel Erstickung [6]), insbesondere dann, wenn verstärkte Atmung erforderlich

[1]) *S. Exner:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-physik. Kl. **89**. (3). 63 (1884); Zbl. f. Physiol. **2**. 629 (1888); **5**. 589 (1891). — *Möller:* Das Kehlkopfpfeifen der Pferde. Stuttgart 1888. — Vgl. auch *H. Munk:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 175 (1891). — *L. Breisacher:* Zbl. f. d. med. Wissensch. Nr. 43 (1889). — *L. Breisacher* u. *Th. Gutzlaff:* Zbl. f. Physiol. **5**. 273 (1891). — Vgl. auch *J. v. Mering* u. *N. Zuntz:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 163 (1892). — [2]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 17. — [3]) Vgl. hierzu *Kratschmer:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-physik. Kl. **62**. (2). 147 (1870). — [4]) Vgl. hierzu die Ausführungen über die Selbststeuerung der Atmung: Physiologie II, S. 404. — [5]) Vgl. hierzu *R. du Bois-Reymond* u. *J. Katzenstein:* Arch. f. Laryng. u. Rhinol. **14**. 107 (1903). Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — [6]) Vgl. z. B. *Legallois:* Expériences sur le principe de la vie. Paris 1812; Oeuvres. **1**. 169. Paris 1824.

wird. Die Stimmritze ist eng und gestattet nur einen geringen Luftwechsel. Ältere Tiere vertragen die Durchschneidung der Nn. recurrentes besser. Die Stimme ist dabei stark geschwächt, oder sie versagt vollkommen. Der funktionstüchtig gebliebene M. crico-thyreoideus vermag wohl die Stimmbänder zu spannen, jedoch nicht die Glottislippen einander zu nähern. Es ist fraglich, ob der N. laryngeus inferior bei uns auch sensible Fasern führt [1]). Bei verschiedenen Tierarten ist festgestellt, daß in ihm solche vorhanden sind. Sie verlaufen jedoch nicht in ihm zentralwärts, vielmehr gehen sie auf den N. laryngeus superior über.

Erwähnt sei noch, daß die in den beiden Laryngei verlaufenden parasympathischen und sympathischen Fasern den einzelnen Kehlkopfmuskeln in verschiedener Mächtigkeit zugeführt werden. Sie versorgen ihre Blutgefäße und diejenigen der Kehlkopfschleimhaut [2]). Ob der erwähnten Innervation darüber hinaus noch weitere Aufgaben zufallen, ist noch ungeklärt [3]).

Auf Grund der oben gegebenen Darstellung der Innervation der einzelnen Kehlkopfmuskeln könnte man zu der Anschauung kommen, daß sich leicht voraussagen läßt, was für Folgeerscheinungen sich ergeben, wenn N. laryngeus superior und inferior Veränderungen erleiden. Die Erfahrung zeigt jedoch, daß beim zuletzt genannten Nerven die Verhältnisse nicht so einfach liegen. Es kommt z. B. vor, daß er durch eine Geschwulst oder ein Aneurysma der Aorta usw. gedrückt wird. Man beobachtet dann, daß zunächst jene Muskeln versagen, welche die Erweiterung der Glottis bewirken, d. h. es fällt in erster Linie die Wirkung des M. crico-arytaenoideus posticus aus. Erst später zeigen die Stimmritzenverengerer eine Störung [4]). Es steht nicht eindeutig fest, worauf die zeitlich verschieden auftretende Schädigung in den genannten Muskelgebieten zurückzuführen ist [5]). Es bestehen verschiedene Möglichkeiten. Abgesehen davon, daß die einzelnen Nervenbahnen in verschiedenem Grade veränderbar sein könnten, muß an eine verschiedene Lagerung der einzelnen Nervenbündel innerhalb der einzelnen Nervenstämmchen gedacht werden, so daß der von außen einwirkende Druck sie vielleicht nicht alle gleichmäßig trifft. Wenn diese Möglichkeit verwirklicht wäre, würde man freilich eine größere Mannigfaltigkeit der Erscheinungen erwarten. Vor allem wird man an Störungen im Gebiete der Vasomotoren und damit der Ernährung der Muskulatur denken [6]). Ferner sind solche auf dem Tonusgebiete möglich. Interessant ist, daß die Stellung der Glottislippen nach Ausschaltung des M. cricoarytaenoideus posticus nicht die zu er-

---

[1]) Vgl. über Tierversuche u. a. *Burger:* Berliner klin. Wochenschr. 806 (1892). — *M. Grossmann: Pflügers* Arch. **73**. 184 (1898). — *G. Masini;* Arch. ital. di laringol. 8. 45 (1888). — *F. Lüscher:* Z. f. Biol. **35**. 192 (1897). — *Réthi:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-physik. Kl. **107**. (3). 15 (1898). — *J. Katzenstein:* Arch. f. Laryng. u. Rhinol. **10**. 288 (1900). — *P. Schultz* u. *Dorendorf:* Arch. f. Laryng. u. Rhinol. **15**. 217 (1904). — [2]) Vgl. u. a. *H. Schultze:* Arch. f. Laryng. u. Rhinol. **22**. 31 (1909). — [3]) Vgl. hierzu Physiologie II, S. 507. — [4]) *Rossbach:* Physiol. u. Path. d. menschl. Stimme. Würzburg 1869. — *F. Semon:* Die Nervenkrankheiten des Kehlkopfes und der Luftröhre, im Handbuch der Laryngol. u. Rhinol. (herausgeg. von *Heymann*) **1**. 621 (1898). — [5]) Vgl. hierzu u. a. *P. Grützner:* Breslauer ärztl. Zeitschr. **5**. 190 (1883). — *F. H. Hooper:* New York med. j. and med. record. 4. Juli 1885; 26 Nov. 1887. — *H. H. Burger:* Berliner klin. Wochenschr. 806 (1892). — [6]) *Broeckaert:* Internat. Zbl. f. Laryng. **19**. 380 (1903); **20**. 556 (1904); Arch. f. Laryng. u. Rhinol. **21**. 453 (1908).

wartende ist. Es ist noch eine Abduktion möglich[1]). Auch nach Ausschaltung des Rekurrens zeigen sich Erscheinungen, die zum Teil noch unaufgeklärt sind. Es nehmen die Stimmbänder eine Stellung ein, die als Medianstellung bezeichnet worden ist[2, 3]). Wir wollen mit den erwähnten Hinweisen auf Lücken in unseren Kenntnissen nur andeuten, daß hier ein Gebiet der Forschung vorliegt, das weiterer Bearbeitung bedarf. Wir erwähnen es im wesentlichen deshalb, weil die beobachteten Erscheinungen besonders eindringlich zeigen, daß die bloße Aufführung der einzelnen Kehlkopfmuskeln nach Funktionen, die bei ihnen besonders leicht erkennbar sind, nicht imstande ist, uns ein richtiges Bild der Leistungen der Kehlkopfmuskulatur zu geben. Vielmehr muß stets an die Bedingungen gedacht werden, unter denen die einzelne Muskelgruppe ihre Wirkung entfaltet. Es kommt in jedem Augenblicke die ganze Mechanik in Betracht, wie sie sich durch vorausgehende Muskelwirkungen und noch bestehende herausbildet. Spannt sich ein Muskel an, dann erfolgt ein entsprechendes Nachlassen anderer Muskeln, wieder andere bewirken einen Gegenzug und dämpfen die Wirkung des eben sich anspannenden Muskels ab oder aber bewirken durch Herstellung eines Fixpunktes, daß eine bestimmte Beeinflussung der Stimmbandspannung oder der Stellung der Stimmbandlippen möglich wird. Wenn nun die Wirkung eines oder mehrerer Muskeln ganz oder teilweise ausfällt, dann haben wir nicht einfache Verhältnisse vor uns, vielmehr wirkt nun der einzelne Muskel unter anderen Bedingungen. Es darf nicht ohne weiteres daraus, daß nach Wegfall des Einflusses eines bestimmten Muskels ein Bewegungsvorgang beobachtet wird, der von jenem geleitet wurde, geschlossen werden, daß nun auch normalerweise mehrere Muskeln dem gleichen Zwecke dienen. Es können durch das Versagen eines bestimmten Muskels Verhältnisse geschaffen werden, die bedingen, daß von den funktionstüchtig gebliebenen Muskeln diesen sonst nicht zukommende Wirkungen ausgeübt werden.

Werfen wir nun einen Blick auf jene Einrichtungen zurück, die bei der Stimm- und Sprachgebung die Führung haben, dann erkennen wir, daß die so außerordentlich feinen Einstellungen der Stimmbänder nach Stellung, Form und Spannung zentral mehrfach gesichert sind. Wir haben in bestimmten Anteilen der vorderen Zentralwindung, dem motorischen Sprachzentrum benachbart, Zentren, in denen sich Bewegungsvorstellungen auswirken. Von da aus erfolgen alle jene auf das Feinste abgestimmten Impulse. Beständig laufen während der Phonation Erregungen nach der Peripherie, aber auch von dieser zentripetal. Es wirkt sich die Sensomotilität in vollem Maße aus. In der Medulla oblongata treffen die vom genannten Rindenzentrum kommenden Bahnen auf Ganglienzellen des Nucleus ambiguus nervi vagi. Er entspricht jenen Ganglienzellenanhäufungen, die wir fortlaufend in der ganzen Vorderhornsäule des Rückenmarks antreffen. Von ihm aus verläuft die weitere Nervenbahn zu den entsprechenden Kehlkopfmuskeln, wobei der N. laryngeus superior und

---

[1]) *M. Grossmann:* Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. **6**. 282 (1897); *Pflüger*s Arch. **73**. 184 (1898). — *A. Kuttner* u. *J. Katzenstein:* Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. **8**. 181 (1898); **9**. 308 (1898). — [2]) Vgl. *Emil v. Skramlik* im Handbuch der Hals-, Nasen- und Ohrenkrankh. l. c. **1**. 563, 576 ff. Hier findet sich die einschlägige Literatur und eine kritische Betrachtung der vorliegenden Befunde. — [3]) Vgl. auch *R. du Bois-Reymond* u. *J. Katzenstein:* Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. **14**. 107 (1903).

inferior über besondere Gebiete innerhalb des Nucleus ambiguus verfügen. Außer dieser Einrichtung zur Leitung der der Phonation dienenden Bewegungen, finden wir noch Reflexzentren in tiefer gelegenen Anteilen des Zentralnervensystems bis in die Medulla oblongata hinein. Von ihnen aus kommt es auch zu koordinierten Bewegungsvorgängen der Kehlkopfmuskulatur. Auch sie stehen mit dem Nucleus ambiguus in Beziehung und übermitteln ihm Impulse. Es ist schwer zu sagen, in welcher Beziehung diese subkortikalen Phonationszentren zum kortikalen stehen. Sind sie bei der Phonation immer beteiligt, d. h. gehen die vom letzteren Zentrum ausgehenden Impulse über bestimmte subkortikale Zentren zum motorischen Vaguskern, oder treten diese nur unter gewissen Umständen in Funktion? Man könnte daran denken, daß die Reflexzentren bei „gröberer" Phonation in Funktion treten, z. B. beim Schreien (Schreck usw.), während das kortikale Zentrum dann seinen Einfluß entfaltet, wenn es mit Willen zur Lautgebung kommt und vor allem dann, wenn feinere Einstellungen der Stimmbänder erforderlich sind. Auf alle Fälle ist die Phonation im Zentralnervensystem mehrfach gesichert. Hervorgehoben sei noch die so wichtige Tätigkeit der Atemmuskulatur bei der Stimmgebung!

Wir haben bisher wohl geschildert, daß die Stimmbänder unter der Wirkung bestimmter Kehlkopfmuskeln dem Exspirationsluftstrom in bestimmter Lage, Form und Spannung — ausnahmsweise kann auch der Inspirationsluftstrom zur Stimmgebung verwendet werden, ja, bei manchen Tieren ist das regelmäßig der Fall[1]) — entgegengestellt werden, jedoch haben wir uns noch nicht die Frage vorgelegt, was für eine Bewegung sie ausführen, wenn sie in Schwingung versetzt sind. Es liegen a priori verschiedene Möglichkeiten vor. Sie sind durch vergleichende Betrachtung ähnlich funktionierender Blasinstrumente, ferner durch Nachahmung der im Kehlkopf vorhandenen Einrichtungen (Herstellung künstlicher Kehlköpfe[2]), ferner durch Anblasen der Stimmbänder mittels eines Blasebalges von der Trachea aus bei verschiedener Anspannung derselben[3]) und Feststellung ihrer Funktion und endlich vor allem durch direkte Beobachtungen[4]) des Verhaltens der Stimmlippen während der Stimm-

---

[1]) *W. v. Kempelen* macht in seinem Werke: Mechanismus der menschlichen Sprache nebst der Beschreibung einer sprechenden Maschine. S. 104. Wien 1791, darauf aufmerksam, daß geschwätzige Weiber auch den Inspirationsstrom verwenden, um ja keinen Augenblick lang den Redestrom unterbrechen zu müssen! Das gleiche Phänomen zeigen eifrig Gebete vor sich hinmurmelnde Personen. — Der Esel bringt das I durch Inspiration und das A durch Expiration hervor. Die Katze miaut inspiratorisch. Auch das Wiehern der Pferde kommt so zustande. Beim Weinen und Schluchzen werden auch bei uns inspiratorisch Geräusche hervorgebracht. — Es gibt auch Laute, z. B. Schnalzlaute, die weder exspiratorisch, noch inspiratorisch gebildet werden. Ihre Entstehung erfolgt dadurch, daß eine im Munde oder im Nasenrachenraum begrenzte Saugbewegung ausgeführt wird. Vgl. hierzu *G. Panconcelli-Calzia:* Vox, internat. Zbl. f. exper. Phonetik. **31**. 79 (1921). — Vgl. auch *H. Gutzmann:* Monatsschr. f. Ohrenh. **55**. Suppl. **1**. 1201 (1921). Das Sprechen bei der Inspiration ist unökonomischer als das bei der Exspiration stattfindende. Vgl. hierzu *G. Panconcelli-Calzia:* Arch. néerl. de phys. **7**. 402 (1922). — [2]) Vgl. hierzu *C. Ludwig:* Lehrb. d. Phys. d. Menschen. Leipzig 1861. — *J. R. Ewald: Pflügers* Arch. **152**. 171 (1913). — [3]) *Johannes Müller:* Handb. d. Phys. d. Menschen. **2**. Koblenz 1837. — *R. du Bois-Reymond:* Zbl. f. Physiol. **28**. 173 (1914). — [4]) Vgl. hierzu: Verfahren der Stroboskopie: *E. Mach:* Optisch-akustische Versuche. Die spektrale u. stroboskopische Untersuchung tönender Körper. Prag 1873. — *Musehold:* Allg. Akustik u. Mechanik d. menschl. Stimmorgane. 104. J. Springer, Berlin 1913. —

gebung geprüft worden. Es zeigte sich, daß der Kehlkopf in der Art, wie es in ihm zur Klang- bzw. Geräuschbildung kommt, am ehesten mit einer Polsterpfeife[1]) vergleichbar ist[2]). Erfolgt Exspiration und sind die Stimmbänder in Stellung, d. h. sind die Stimmlippen einander genähert, dann wird die unter Druck befindliche Luft die Stimmritze etwas erweitern. Dann erfolgt ein Zurückschnellen der Stimmbänder in die Ausgangsstellung. Wieder erfolgt Zurückdrängung der Stimmlippen unter Erweiterung des vorhandenen Spaltes und wiederum schnellen die Stimmbänder zurück. So wird abwechselnd der Luftstrom bald gehemmt, bald begünstigt. Zunächst ist erforderlich, daß ein Druckgefälle vorhanden ist, denn ohne ein solches ist ein Strömen der Luft nicht möglich. Es bestehen nun die folgenden Möglichkeiten. Entweder ist die Glottis vollständig verschlossen. In diesem Falle muß mittels der Exspirationsmuskeln die in den Lungen und damit die in der Trachea und dem anschließenden, unterhalb der Stimmbänder befindlichen Kehlkopfraum befindliche Luft unter einen Druck gesetzt werden, der die Entfernung der Stimmbänder von einander erzwingt. Oder aber die Glottis ist mehr oder weniger offen. In diesem Falle würden die Stimmbänder durch Beschleunigung des Luftstromes verursacht durch Druckunterschiede — auch hier in der Regel durch verstärkte Exspirationsanstrengung herbeigeführt — in Bewegung versetzt. Es sind nun verschiedene Möglichkeiten der Stimmbandbewegung gegeben. Einmal können die Stimmbänder in der Richtung der strömenden Luft verschoben werden. In diesem Falle käme es, da diese infolge ihrer elastischen Eigenschaften in die Ausgangslage zurückschwingen, bzw. darüber hinaus nach der entgegengesetzten Richtung um ihre Gleichgewichtslage bewegt werden, zu einem Schwingen der Stimmbänder in der Richtung der Exspirationsluft. Es kann sich aber auch das Folgende ereignen: Es werden die Stimmbänder senkrecht zu dieser auseinander gedrängt. In diesem Falle könnten sie nur eine halbe Schwingung ausführen, denn das über die Ausgangslage Hinausschwingen wird dadurch verhindert, daß die beiden Stimmbandlippen aufeinander prallen.

Es besteht nun kein Zweifel mehr darüber, daß beim Brustregister im wesentlichen die Unterbrechung des Luftstromes auf die letztgenannte Art zustande kommt, jedoch spricht manches dafür, daß neben dem seitlichen Auseinanderweichen der Stimmbänder in geringerem Grade auch ein Schwingen in der Richtung des Luftstromes stattfindet. Der Umstand, daß die untere Fläche der Stimmlippen steil medianwärts ansteigt, begünstigt das seitliche Auseinanderdrängen der Stimmbänder. Beim Falsett liegen die Verhältnisse insofern etwas anders, als, wie wir schon S. 424 hervorgehoben haben, die Stimmritze während der ganzen Zeit des Ertönens der Kopf-

---

Koschlakoff: Pflügers Arch. **38**. 428 (1886). — *Oertel:* Arch. f. Laryngol. **3**. 1 (1895). — *L. Réthi:* Ber. d. Akademie d. Wissenschaften Wien, math.-physik. Kl. **105**. (3). 197 (1896). — Photographie: Vgl. die Literatur bei *R. Wagner* im Handbuch der Laryngol. (herausg. von *Heymann*). **1**. 1512 (1898). — Röntgenaufnahme: *A. Réthi:* Deutsche med. Wschr. Nr. 41 (1912). — *Scheier:* Arch. f. Laryngol. **22**. 175 (1909). — Kinematographie: *Panconelli-Calcia:* Vox. 1 (1920). — [1]) *J. R Ewald: Pflügers* Arch. **152**. 171 (1913). — [2]) Vgl. weitere Literatur über den Mechanismus der Stimmgebung (Druckverhältnisse usw.) bei *J. Katzenstein* im Handbuch d. biol. Arbeitsmethoden (herausg. von *Emil Abderhalden*). Abt. V. (7). 261 ff. (1923).

stimme geöffnet bleibt[1]). Aber auch bei ihr dürfte die erwähnte Bewegung senkrecht zur Richtung des Luftstromes die wesentliche sein.

In jedem Falle, mag nun die Stimmritze vorübergehend geschlossen werden oder aber immer offen bleiben, ist das Wesentliche, daß abwechselnd Verdichtung und Verdünnung von Luft herbeigeführt wird. Damit ist die Bildung von Schallwellen gewährleistet.

Uns interessiert in ganz besonders hohem Maße die Bildung der Sprache[2]). Ihre Elemente sind Klänge und Geräusche bzw. Klanggemische. Ihre Hervorbringung erfolgt entweder im Kehlkopf oder im Ansatzrohr oder an beiden Stellen zugleich. Man unterscheidet Vokale und Konsonanten. Die ersteren stellen Klänge, die letzteren Geräusche kombiniert mit Klängen dar. Wir haben bereits S. 411 auf die große Bedeutung des Ansatzrohres für die Sprache hingewiesen. Sie äußert sich bei den Vokalen im Klangcharakter und bei den Konsonanten außerdem in der Beteiligung an ihrer Bildung. Besonders eindringlich tritt der Einfluß des Ansatzrohres bei der sog. Flüsterstimme hervor. Sie kommt, ohne daß die Stimmbänder in Schwingung versetzt werden, zustande. Streng genommen ist die Bezeichnung Flüster„stimme" unrichtig, weil sie klanglos ist. Bei verengter Glottis wird Luft durch sie getrieben. Dabei entsteht ein hauchendes oder reibendes Geräusch. Eine bestimmte Tonhöhe läßt sich bei der Flüsterstimme nicht feststellen, wohl aber erkennt man je nach der Gestalt des Ansatzrohres beim Flüstern der Vokale den ihnen eigentümlichen Charakter.

Betrachten wir zunächst die zur Hervorbringung der Vokale notwendigen Bedingungen, und zwar wollen wir hier nur die „stimmhaften" (phonischen) Vokale berücksichtigen. Wir haben bereits erwähnt, daß sie Klänge darstellen. Diese sind, wie wir S. 388 angeführt haben, durch einen bestimmten Grundton und eine Reihe von bestimmten Obertönen ausgezeichnet. Man könnte daran denken, die einzelnen Vokale auf Grund ihrer physikalischen Eigenschaften, d. h. z. B. an Hand der Analyse des Vokalklanges zu charakterisieren und darnach einzuteilen. Nun zeigt aber die Erfahrung, daß der einzelne Vokal von verschiedenen Individuen ein und desselben Volkes verschieden ausgesprochen wird, und daß der Vokal-

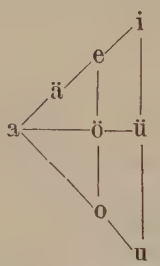
---

[1]) Vgl. den ersten Versuch zur Erzeugung der Brust- und Falsettstimme bei *Carolus Fridericus Salomo Liscovius:* Dissertatio physiologica sistens theoriam vocis. Breitkopf & Härtel, Leipzig 1814. — *Joh. Müller:* Handbuch der Physiologie des Menschen. **2.** 185 (1837). — *Manuel Garcia:* London, Edinburgh and Dublin philosoph. mag. and j. of science. **10.** (4). 1884. — *Musehold:* l. c. — *Réthi:* l. c. — *R. du Bois-Reymond* und *J. Katzenstein: Passow - Schäfers* Beitr. **3.** 305 (1909). — [2]) Es können an dieser Stelle nur die elementaren der Sprache zugrunde liegenden Vorgänge ganz kurz erörtert werden. Es liegt ein Forschungsgebiet von sehr großer Ausdehnung vor. Die Zahl der Fragestellungen ist außerordentlich groß. (Beteiligung der Atmung an der Sprachbildung, Luftverbrauch, Druckverhältnisse, Gestalt des Ansatzrohres, Bewegung des Kehlkopfes u. a. m.) Es sei auf die Hand- und Lehrbücher über Phonetik verwiesen. — Vgl. z. B. *Brücke:* Grundzüge der Physiol. und Systematik der Sprachlaute. Wien 1876. — *Sievers:* Grundzüge der Phonetik. 5. Aufl. 1901. — *H. Gutzmann:* Physiologie der Stimme u. Sprache. Fr. Vieweg, Braunschweig 1909. — *Ernst Barth:* Einführung in die Physiologie, Pathologie und Hygiene der menschlichen Stimme. Georg Thieme, Leipzig 1911. — *Poirot:* Phonetik im Handbuch der physiol. Methodik, herausgegeben von *R. Tigerstedt.* **3.** (6). S. Hirzel, Leipzig 1911. — *Fröschels:* Singen und Sprechen. Leipzig und Wien 1920. — *Nadoleczny:* Untersuchungen über den Kunstgesang. J. Springer. Berlin 1922. — *W. Viëtor:* Elemente der Phonetik des Deutschen, Englischen und Französischen. O. W. Reisland, Leipzig 1923.

klang ferner sehr stark von der Zusammensetzung des Wortes abhängig ist, dem er angehört. So hat das A im Wort „aber" einen anderen Klang als im Worte „Acker" [1]).

Charakteristisch ist für die Bildung des einzelnen Vokales die Gestalt des Ansatzrohres. Sie ist es, die dem im Kehlkopf erzeugten Klang einen spezifischen Charakter gibt. Bei der Vokalbildung ist ganz besonders die Mundhöhle beteiligt. Ihr wird durch eine bestimmte Stellung der Lippen, der Zunge, des Gaumensegels und der Kiefer eine bestimmte Gestalt erteilt. Es lassen sich die Vokale nach ihrer Bildungsart in zwei Reihen bringen, nämlich $a — o — u$ und $a — e — i$. Wir können die erstere Reihe in der einen oder anderen Richtung dadurch hervorbringen, daß wir unter Ertönenlassen der Stimme bei geöffneten Kiefern und abgeplatteter Zunge die zuerst weit von einander abstehenden Lippen, wobei der Vokal a gebildet wird, mehr und mehr annähern. Es entsteht zunächst o und dann u. Wenn wir nun umgekehrt die Lippen bei tiefer Lage der abgeplatteten Zunge mehr und mehr von einander entfernen und gleichzeitig die Kiefer entsprechend auseinander rücken, dann erhalten wir von u ausgehend über o den Vokal a.

Gehen wir wieder von der erwähnten, zur Bildung des Vokales a führenden Mundstellung aus (wobei wir den Mund nur mäßig weit öffnen), und heben wir nun bei gleich bleibender Mundöffnung die Zunge von hinten her fortlaufend höher zum harten Gaumen empor, dann kommt es zur Bildung der Reihe a, ä, e und i. Bei dieser bildet sich zwischen Kehlkopf, hinterer Rachenwand, Gaumensegel und Zungenwurzel ein größerer Hohlraum. Werden die geschilderten Stellungen von Lippen und Zunge kombiniert, dann kommt es zur Bildung der Zwischenvokale (Umlaute) ö und ü. Die erwähnten Zusammenhänge zwischen den einzelnen Vokalen und den Zwischenvokalen bringt das folgende Schema anschaulich zur Darstellung [2]):



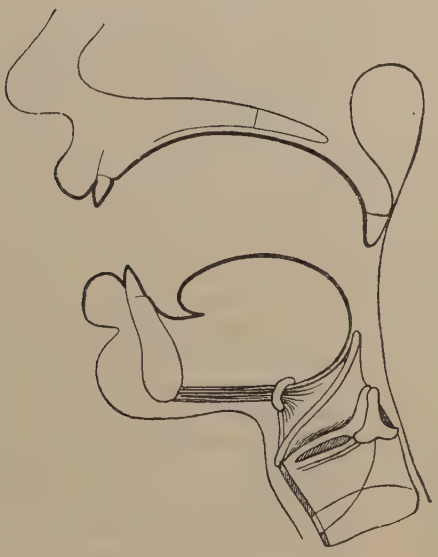
Die Abb. 214—216 [3]) geben in schematischer Weise die Gestalt des Ansatzrohres bei den Vokalen a, u und i wieder. Wir haben bei der oben gegebenen Schilderung der Bildung der einzelnen Vokale nur die wesentlichsten Momente berührt. Werden die Vokale während des Sprechens gebildet, so zeigen sich Bewegungen des Gaumensegels. Auch bei den Vokalen a, o und u führt die Zunge, wenn auch nur in geringem Umfange,

---

[1]) Vgl. hierzu auch *Isserlin:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **26**. 77 (1925). — [2]) Vgl. hierzu *Kempelen:* l. c. S. 435. — *Lepsius:* Das allg. linguistische Alphabet. Berlin 1855. — *du Bois-Reymond:* Kadmus oder allgemeine Alphabetik. Berlin 1862. — [3]) Entnommen: *P. Grützner:* Handbuch der Physiol. (herausgegeben von *L. Hermann*). **1**. (2). 158 ff. F. C. W. Vogel, Leipzig 1879.

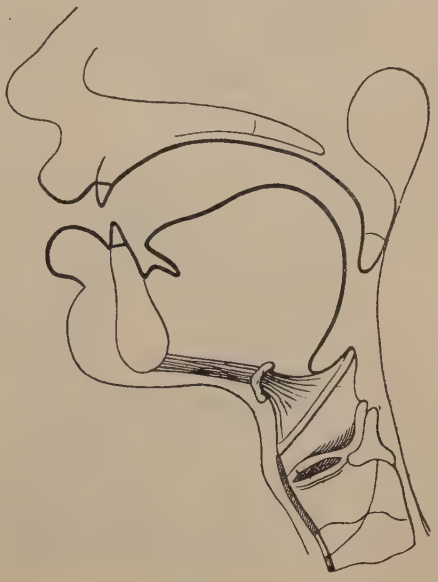
Bewegungen aus. Wir können die Gestalt der Mundhöhle für die einzelnen Vokale kurz, wie folgt, charakterisieren: beim Vokal a zeigt sie die Gestalt eines nach vorne offenen Trichters. Es liegt die Zunge platt am Boden der Mundhöhle. Die Mundöffnung ist weit. Das Gaumensegel hängt ziemlich tief herab. In der Regel wird der Kehlkopf etwas gehoben. Für den Vokal o ergibt sich das folgende Bild: durch Annäherung der Kiefer und Lippen ist die Mundöffnung verengt. Die Zunge ist zurückgezogen, und die Mundhöhle in einen länglichen ovalen Hohlraum verwandelt. Bei u sind die Lippen einander noch stärker genähert und zugleich vorgeschoben. Die Zunge ist noch mehr als bei o zurückgezogen und hohl gekrümmt. Die Gestalt des Ansatzrohres gleicht bei u einer rundlichen Flasche ohne Hals mit zwei einander gegenüberliegenden Öffnungen (vgl. Abb. 215).

Abb. 214.



a

Abb. 215.



u

Für e ist die folgende Form des Ansatzrohres charakteristisch: kleine, bauchige Flasche mit kurzem, mäßig engem Hals. Sie kommt dadurch zustande, daß die Zunge mit ihrer Spitze gegen den harten Gaumen gehoben wird. Es bleibt zwischen beiden ein schmaler Spalt übrig. Die Zungenwurzel wird etwas gesenkt. Bei i ist das Ansatzrohr einer Flasche mit längerem und engerem Hals als bei e vergleichbar. Es wird die Zunge dem harten Gaumen mehr und in größerer Ausdehnung genähert als bei der Bildung von e. Der schon oben erwähnte, bereits bei e erweiterte Raum zwischen Kehlkopf, hinterer Rachenwand, Gaumensegel und Zungenwurzel (kurz Kehlraum genannt) ist bei i noch mehr vergrößert.

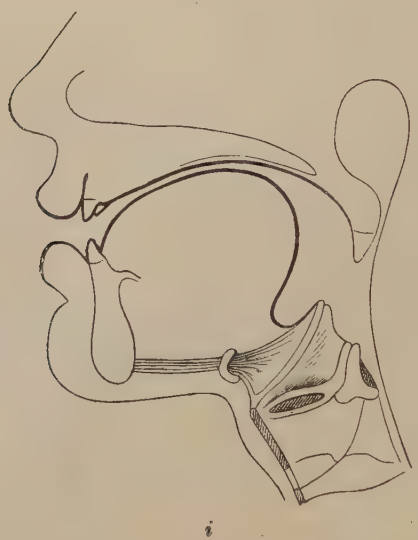
Die Nasenhöhle ist in der Regel bei der Bildung der Vokale durch das Gaumensegel von der Mitbeteiligung am Ansatzrohre ausgeschlossen. Wir können sie jedoch mit einbeziehen, indem wir jenes tief stellen. Die Vokale zeigen dann eine andere Klangfarbe (nasale Klangfarbe).

Durch Übergang von einem Vokal zum anderen entstehen die sog. Diphtonge ei, au usw. Ferner erhalten wir, wenn wir bei der Bildung von i die Spalte der Mundhöhle verengern, den tönenden Konsonanten ch und bei der Aussprache von u durch Verengerung der Mundöffnung den Konsonanten w.

Den Vokalen nahe steht der l-Laut[1]). Bei der Bildung des l haben wir im Gegensatz zu jener der Vokale keinen median gelegenen Kanal zwischen Zunge und hartem Gaumen, vielmehr wird die Zunge mit ihrem vorderen Teil gegen diesen angepreßt, wodurch die die Mundhöhle passierende Luft genötigt wird, seitlich der Zunge zu entweichen. Bei der Bildung des l-Lautes hat man die Empfindung einer Vibration im Rachenraum.

Darüber, daß der Eigenklang des Ansatzrohres für den Vokalklang maßgebend ist, besteht kein Zweifel. Am überzeugendsten läßt sich dieser Umstand dadurch dartun, daß die Vokale bei entsprechender Stellung des Ansatzrohres und insbesondere der Mundhöhle mittels Flüstern hervorgebracht werden können[2]), oder man nimmt die entsprechende Stellung der Mundhöhle ein und beklopft sie von der Wange aus[3]). Es ertönt der zugehörige Vokal. Welche Beziehung die Einzeltöne des „Mundklanges", auch Formante genannt, zu jenen besitzen, die dem „Kehlkopfklang" eigen sind, ist strittig. Einerseits wird angenommen, daß der Mundklang, dessen Höhe für jeden Vokal eine gegebene ist[4]), durch intermittierendes bzw. oszillierendes Anblasen vom Kehlkopf aus hervorgerufen werde. Das Klangbild würde nach dieser Anschauung einzelne Wellenzüge besitzen, die einander in der Periode des gesungenen Tones folgen und in der Eigenperiode des Mundhöhlenklanges abklingen würden. Nun fällt jedoch bei der Betrachtung der in Frage kommenden Klangbilder (vgl. Abb. 218—222, S. 442) die genaue Periodizität der Kurven in der Periode des Grundtones auf. Diese

Abb. 216.

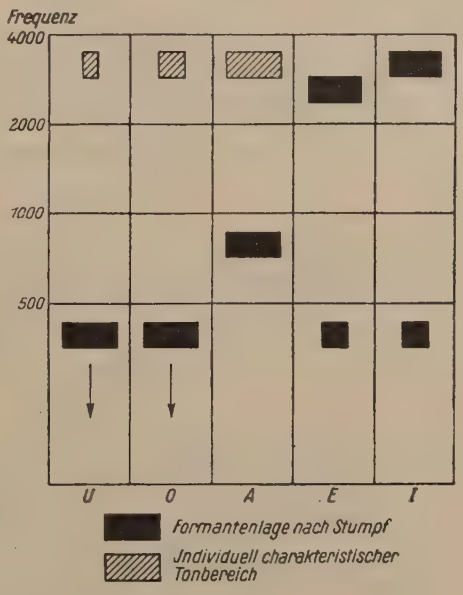


i

[1]) Vgl. u. a. *C. Stumpf: Passow-Schäfers* Beitr. **17**. 151 (1921). — [2]) *Donders:* Archiv für die holländischen Beiträge zur Natur- und Heilkunde. **1**. 157 (1858). — [3]) *H. v. Helmholtz:* Tonempfindungen. l. c. — *Bourseul:* J. de physiol. **7**. 377 (1878). — *Auerbach:* Ann. d. Physik. **239**. 152 (1878); **240**. 508 (1878). — [4]) *L. Hermann: Pflügers* Arch. **45**. 582 (1889); **47**. 42, 387 (1890); **48**. 575 (1891); **53**. 1 (1892); **58**. 255 (1894); **139**. 1 (1911); **141**. 61 (1911). — Vgl. auch *E. Th. v. Brücke* und *S. Garten: Pflügers* Archiv. **167**. 159 (1917). — *S. Garten:* Abhandl. der math.-physik. Kl. d. sächs. Akad. d. Wiss. **38**. Nr. 7, 8 (1921). — *S. Garten* und *F. Kleinknecht:* Ebenda. **38**. Nr. IX (1921). — Vgl. ferner *Hans Lullies: Pflügers* Arch. **211**. 373 (1925).

Beobachtung findet in der zuerst von *Helmholtz*[1]) aufgestellten Theorie eine ungezwungene Erklärung. Sie besagt, daß der Grundton des Kehlkopfklanges die musikalisch definierte Tonhöhe darstellt. Der Kehlkopfklang ist reich an Obertönen. Im Ansatzrohr und insbesondere in der Mundhöhle werden diejenigen davon verstärkt, die seiner Eigenresonanz am nächsten liegen. Zu jedem Vokal gehört, wie S. 438 geschildert, eine besonders gestaltete Mundhöhle. Die besondere Mundstellung ergibt eine genau umgrenzte Resonanzlage und der dieser „Mundresonanz" entsprechende Teiltonbereich charakterisiert den einzelnen Vokal. Die dunklere Klangfarbe der Baßstimme ist dadurch bedingt, daß nur wenige Obertöne, die der Bildung des Vokales dienen, stärker hervortreten. Kommen solche des oberen Verstärkungsgebietes hinzu, dann wird die Klangfarbe heller. Wir gelangen so zur Baritonstimme. Tritt gleichzeitige Verstärkung der dem Grundton benachbarten Obertöne hinzu, dann ergibt sich die noch vollere Klangfarbe der Tenorstimme[2]). Für die einzelnen Vokale haben die „Formanten" die in Abb. 217[3]) dargestellte Lage.

Abb. 217.



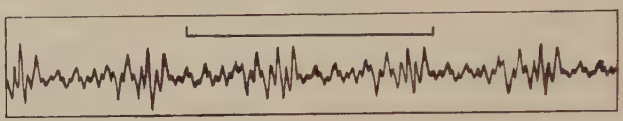
Aus Abb. 217 geht hervor, daß der charakteristische Tonbereich der dumpfen Vokale u und o am tiefsten liegt. Die Pfeile in der Abbildung bringen zum Ausdruck, daß er noch unter die Grenze von etwa 400 sec.$^{-1}$ nach unten verschoben sein kann. Für a liegt der Formantenbereich zwischen etwa 650 und 800 sec.$^{-1}$. Die Vokale e und i besitzen zwei Formantenbereiche. Der niedrigere liegt für beide bei 400 sec.$^{-1}$, der höhere, besonders charakteristische für e bei 2500 sec.$^{-1}$, für i im Gebiet von 3000—3500 sec.$^{-1}$. Die Formantengebiete sind individuell innerhalb enger Grenzen verschieden, jedoch interessanter Weise für das einzelne Individuum fest umgrenzt und dadurch charakteristisch.

Die Vokale waren und sind heute noch von mancherlei Gesichtspunkten aus Gegenstand der Forschung[4]). Die verbesserten Methoden der

[1]) *H. v. Helmholtz:* Die Lehre von den Tonempfindungen. 6. Aufl. 168 ff. Friedrich Vieweg & Sohn, Braunschweig 1913. — Vgl. auch *Willis:* Ann. d. Physik. **24**. 397 (1832). — *Wheatstone:* The London and Westminster review. London. 27 (1837). — *Ferdinand Trendelenburg:* Wissenschaftl. Veröffentlichungen aus dem Siemens-Konzern. **3**. 43 (1924); **4**. 1 (1925). Hier finden sich weitere Literaturangaben. — [2]) Vgl. hierzu *O. Intrau:* Z. f. Biologie. **84**. 10 (1926). — [3]) Entnommen: *Ferdinand Trendelenburg:* Wissenschaftliche Veröffentlichungen aus dem Siemens-Konzern. **3**. 55 (1924). — [4]) Vgl. die ausgedehnte Literatur über die Methodik der Vokalanalyse bei *J. Katzenstein:*

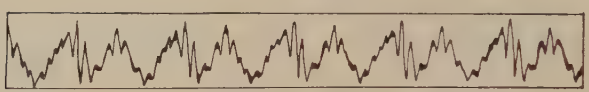
Aufnahme von „Vokalkurven“ und die Möglichkeit ihrer Wiedergabe (Phonograph!) haben unsere Kenntnisse über die Bildung der Vokale und vor allem über die Beziehungen zwischen dem Mund- und Kehlkopfklang wesentlich gefördert. Vgl. hierzu die Abb. 218—222[1]). Sehr interessant

Abb. 218 [1])



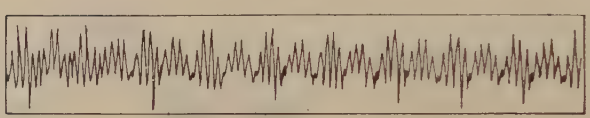
Vokal a. (185 Sek.$^{-1}$).

Abb. 219. [1])



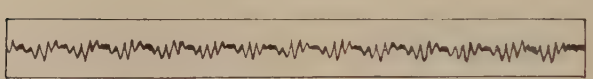
Vokal e. Männerstimme Grundton 201 Sek.$^{-1}$.

Abb. 220. [1])



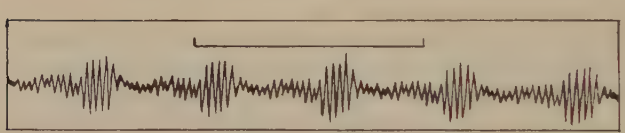
Vokal e. Männerstimme Grundton 217 Sek.$^{-1}$.

Abb. 221. [1])



Vokal e. Frauenstimme Grundton 441 Sek.$^{-1}$.

Abb. 222. [1])



Vokal i. (195 Sek.$^{-1}$).

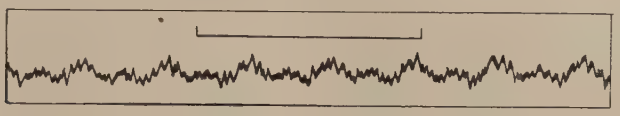
[1]) Der zeitliche Anfang der Klangbilder befindet sich rechts, das Ende links. Die eingeklammerten Zahlen bedeuten die Frequenz des Stimmklanges. In Abb. 218 und 222 ist über dem Klangbild das Zeitmaß in $^1/_{100}$-Sekunden angegeben.

ist der Versuch, die Zusammensetzung des einzelnen Vokalklanges an Einzeltönen durch Auslöschen von solchen mittels Interferenz aufzuklären und zugleich festzustellen, welchen Einfluß das Fehlen des einen oder

Handbuch der biol. Arbeitsmethoden. l. c. Abt. V. (7). 378 ff. — Vgl. auch ebenda *Budde:* 197 (1921). — [1]) Entnommen: *F. Trendelenburg:* Wissenschaftl. Veröffentl. aus dem Siemens-Konzern. **3**. 43 (1924); **4**. 1 (1925).

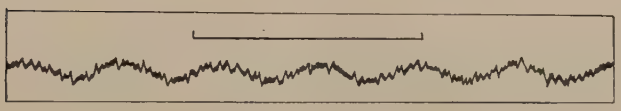
anderen Tones für den Vokalklang hat [1]). Von großem Interesse sind ferner Versuche über die Synthese von Vokalen [2]). Auch sie haben eine Vertiefung der Erkenntnis des speziellen Klangcharakters des einzelnen Vokals gebracht.

Abb. 223. [1])



Konsonant l (266 Sek.—[1]).

Abb. 224. [1])

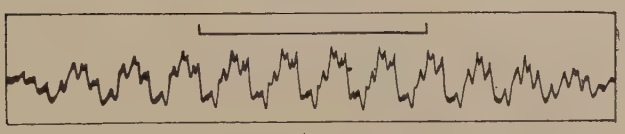


Konsonant m (238 Sek.—[1]).

Abb. 225. [1])

Konsonant n (168 Sek.—[1]).

Abb. 226. [1])



Konsonant r (454 Sek.—[1]).

Abb. 227. [1])

Konsonant r, uvular hervorgebracht (194 Sek.—[1]).

[1]) Der zeitliche Anfang der Klangbilder befindet sich rechts, das Ende links. Über ihnen ist das Zeitmaß in $^1/_{100}$-Sekunden eingetragen. Die eingeklammerte Zahl bedeutet die Frequenz des Stimmklanges.

[1]) Vgl. hierzu *H. Fletcher:* Physic. rev. (1). **23**. 427 (1924). — *Kurt Eisenberg: Pflügers* Arch. **212**. 574 (1926). — [2]) Vgl. über die Synthese von Vokalen: *W. v. Kempelen:* Mechanismus der menschlichen Sprache. Wien 1791. — *H. v. Helmholtz:* Tonempfindungen. l. c. — *L. Hermann: Pflügers* Arch. **47**. 385 (1890); **91**. 135 (1902). — *Em. ter Kuile: Pflügers* Arch. **153**. 581 (1913).

Betrachten wir nun noch die Bildung der Konsonanten[1]). Bei ihrem Zustandekommen spielen mehrere Momente eine Rolle. Einmal wird eine bestimmte Gestalt des Mundrachenraumes herbeigeführt und dadurch ein bestimmter Eigenklang des Ansatzrohres bedingt. Bei den meisten Konsonanten ist die Nasenhöhle an diesem nicht beteiligt. Für ihre Entstehung ist charakteristisch, daß im Gegensatz zur Vokalbildung, bei der das Ansatzrohr keine Unterbrechung erleidet, das bei ihnen der Fall ist[2]). Angefangen von den Stimmbändern findet sich die Möglichkeit der Bildung einer mehr oder weniger vollständigen Absperrung zwischen Zunge und weichem Gaumen, zwischen Zunge und hartem Gaumen bzw. zwischen ihr und der oberen Zahnreihe und zwischen den beiden Lippen. An diesen Stellen entstehen Geräusche. Es sind folgende Möglichkeiten gegeben: es bildet sich an diesen, Artikulationsstellen genannten Orten ein Engpaß, durch den die Ausatmungsluft hindurch getrieben wird. Es entsteht ein Reibungsgeräusch. Oder es wird ein Verschluß gebildet, der vom Luftstrom gesprengt wird. Konsonanten, die auf die erstere Art entstehen, heißen Reibungslaute und die auf die letztere zustande kommen Verschluß- bzw. Explosivlaute.

Die Konsonanten können mit und ohne Stimme ausgesprochen werden. Den Vokalen nahe stehen die sog. Halbvokale, Liquidae. Es sind dies die Konsonanten m, n, ng und l (vgl. hierzu S. 440). Sie stellen geräuschlose Klänge mit einem oder mehreren, für sie charakteristischen Formanten dar (vgl. Abb. 223—225, S. 443[3, 4]). Sie werden stets mit Stimme hervorgebracht. Immer ist ferner die Nasenhöhle Teil des Ansatzrohres. Die Mundhöhle ist bei ihrer Bildung nach vorne durch Zunge und Lippen abgeschlossen. Bei m erfolgt der Verschluß der Mundhöhle durch die Lippen, bei n zwischen Zungenspitze und vorderstem Teil des harten Gaumens bzw. der oberen Zahnreihe, bei ng zwischen Zungenwurzel und dem harten Gaumen. Bei der Bildung des l-Lautes legt sich die Zunge mit ihrer Spitze und ihren vorderen Rändern dicht oberhalb der Schneide- und Backenzähne an den Alveolarfortsatz des Oberkiefers an. Es verbleiben zwei seitliche Lücken, durch welche die Luft entweichen kann.

Reibungslaute sind f (v), w, s, sch, j, ch, h. Ihre Artikulationsstellen sind: zwischen Unterlippe und den Schneidezähnen des Oberkiefers für f (v) und w. f wird ohne, w mit Stimme ausgesprochen. Für s findet sich die Artikulationsstelle zwischen Zungenspitze und Alveolarfortsatz des Oberkiefers über den Schneidezähnen. Es wird dabei von der Zungenspitze durch Aushöhlung eine enge Öffnung gelassen. Ohne Stimme klingt das s hart, mit Stimme weich. Wird die Zunge etwas weiter nach hinten und in breiterer Ausdehnung an den harten Gaumen angelegt, so erhalten wir ohne Stimme den Laut sch und mit Stimme das französische j. Bei der Bildung dieser Konsonanten werden die Lippen rüsselartig nach vorne geschoben. Bei ihrer Hervorbringung bildet die Zunge mit dem harten Gaumen

---

[1]) Über ihre Aufzeichnung und Analyse vgl. *Ferdinand Trendelenburg:* Naturwissenschaften. **12**. 661 (1924); **13**. 772 (1925); Wissenschaftl. Veröffentl. aus dem Siemens-Konzern. **3**. 43 (1924); **4**. 1 (1925). — [2]) Vgl. hierzu *Brücke:* Grundzüge der Phonetik und Systematik der Sprachlaute. Wien 1876. — *P. Grützner* im Handbuch der Physiologie (herausgegeben von *L. Hermann*). l. c. S. 196. — [3]) Entnommen: *Ferdinand Trendelenburg:* l. c. — [4]) Vgl. u. a. *C. Stumpf:* Sitzungsber. d. preuß. Akad. Heft 37/39. 636 (1921); *Passow-Schäfers* Beitr. **17**. 151 (1921).

keinen vollständigen Verschluß, vielmehr bleibt in der Mitte ein Raum frei. Wird der Engpaß zwischen Zungenrücken und hartem Gaumen hergestellt, dann entsteht ohne Stimme das deutsche ch und mit Stimme das deutsche j. h stellt ein Reibungsgeräusch dar, das zwischen den Stimmbändern gebildet wird.

Zu den Explosivlauten gehören: p, b, t, d, k und g. Die Artikulationsstellen sind: für p und b die Lippen, für t und d die Zungenspitze und der harte Gaumen, für k und g die Zungenwurzel und das Gaumensegel. In jedem Falle kommt es zu einem festen Verschluß an den genannten Stellen, dem eine Sprengung folgt. p, t und k werden ohne, b, d und g mit Stimme ausgesprochen.

Es gibt nun noch eine weitere Art der Bildung von Konsonanten, nämlich durch Schwingen von Anteilen des Ansatzrohres, wodurch periodisch Verengerungen des Luftweges entstehen. Man hat Konsonanten dieser Bildungsart Zitterlaute genannt. Hierher gehört der Laut r (vgl. Abb. 226—227, S. 443)[1]). Er hat keine einheitliche Artikulationsstelle. Sie kann zwischen Zungenspitze und hartem Gaumen oder zwischen Zungengrund und Halszäpfchen oder auch zwischen den Stimmbändern gelegen sein. Je nach dem Ort der Bildung des r hat es einen ganz verschiedenen Charakter[2]).

[1]) Entnommen: *Ferdinand Trendelenburg:* l. c. — [2]) Hingewiesen sei noch auf die interessante Studie über den Energieverbrauch bei musikalischer Betätigung. *A. Loewy* u. *H. Schrötter: Pflügers* Arch. **211**. 1 (1925). — Vgl. über Atemtypen bei Kunstsängern: *Emil Fröschel:* Monatsschr. f. Ohrenheilk. **57**. H. 2 (1923).

Vorlesung 17.

Geruchssinn und Geruchsempfindungen.

Die von uns bisher besprochenen Empfindungen, Licht- und Schallempfindungen, beherrschen und gestalten in allen ihren qualitativen und quantitativen Auswirkungen und vor allem mit den sich an sie anschließenden Wahrnehmungen, Vorstellungen und Assoziationen aller Art unser Innenleben in allererster Linie. Die Bedeutung des Licht- und Schallsinnesapparates für unseren Organismus ist eine mannigfaltige. Beide bringen uns in Beziehung zur Außenwelt. Es sind Außenposten, die uns fortlaufend über Vorgänge in dieser Nachricht geben. Sie ermöglichen uns das Aufsuchen von Nahrung und dienen zugleich als Schutz, indem sie uns auf Gefahren aufmerksam machen. Dadurch, daß in unserem Großhirn die Möglichkeit zur Ausbildung bestimmter Assoziationen gegeben ist und über Erinnerungsbilder Bewegungsvorstellungen vermittelt werden, gelangen wir nach Antritt des Erdenwallens in relativ kurzer Zeit zu einer Reihe von Leistungen, die bei uns ganz besonders entwickelt werden, ja zum Teil — es sei an die Sprache erinnert — in ihrer Art für uns spezifisch sind und uns weit über die übrige Organismenwelt hinausheben. Wir werden noch einmal auf Sinnesorgane stoßen, die in der Haut gelegen, Raumvorstellungen vermitteln und in dieser Richtung insbesondere mit dem Lichtsinnesorgan zusammenarbeiten, im übrigen aber haben wir es mit Sinnen zu tun, die bei weitem nicht so tiefgehend und nachdrücklich in unser Innenleben eingreifen, wie die bisher besprochenen. Bleiben wir zunächst bei jenen Sinnesorganen, die dem Anfang des Respirations- und Verdauungsapparates eigen sind, dann stoßen wir auf den in der Nase untergebrachten Geruchssinn und den in der Mundhöhle vorhandenen Geschmackssinn. Beide Sinne sind bei uns zunächst als Schutzorgane aufzufassen. Sie schützen uns in weitem Umfange vor dem Eindringen uns schädlicher Stoffe. Ferner kommt ihnen eine hohe Bedeutung in der Auslösung von Reflexvorgängen zu, die der Verdauung dienen. Es sei an den Einfluß von Geruchs- und Geschmacksreizen auf die Sekretion von Verdauungssäften erinnert[1]). Ein Blick auf die Tierwelt zeigt uns, daß insbesondere dem Geruchssinn zum Teil eine noch viel weitgehendere Bedeutung zukommt. Man hat von eigentlichen Riechtieren gesprochen, und will mit dieser Bezeichnung einerseits zum Ausdruck bringen, daß bei ihnen der Geruchssinn eine besonders große Rolle spielt und andererseits, daß dementsprechend vor allem die zentralen Anlagen, die mit ihm in Beziehung stehen, hoch entwickelt sind. Wir brauchen in dieser Hinsicht nur an den

[1]) Vgl. Physiologie I. Vorlesung 4—6.

Hund zu erinnern. Bei ihm vermittelt der Geruchssinn ohne Zweifel außerordentlich viel mehr und vor allem auch andersartige Eindrücke als bei uns. Ein großer Teil seines Innenlebens wird von ihm aus beherrscht und beeinflußt. Wir bemerken die Erregungen, die beim Hunde von Geruchswahrnehmungen ausgehen, an seinem ganzen Verhalten, vor allem auch an den Bewegungen seines Schwanzes[1]). Es müssen bei ihm Assoziationen aller Art geknüpft werden, die uns fremd sind oder aber keine große Rolle spielen. Bedeutsam ist vor allem die Beziehung von Stoffen, die für die Riechzellen einen Reiz darstellen (Duftstoffe), zum Geschlechtstrieb. Auch beim Menschen bestehen solche Beziehungen, doch sind sie individuell sehr verschieden ausgeprägt[2]). Hingewiesen sei noch auf die Einwirkung angenehmer oder unangenehmer Geruchsempfindungen auf unsere Stimmung (Lust oder Unlust).

Gewiß steht die Art und Weise der zentralen Auswirkungen der von den einzelnen Sinnesorganen übermittelten Erregungen ganz allgemein in engstem Zusammenhang zu dem gesamten Innenleben eines Organismus und vor allem zu den Beziehungen zur Außenwelt. Die „Außenweltvorstellungen" bauen sich von Sinnesempfindungen bestimmter Art aus auf. Wir müssen dieser Umstände immer eingedenk sein, wenn wir den Versuch machen wollen, tierische Psyche mit der unseren zu vergleichen. In selbstherrlicher Weise projizieren wir ohne weiteres all das, was unsere Sinnesorgane in Hinsicht auf die Auslösung bestimmter Empfindungen leisten mit all den durch diese vermittelten Vorstellungskomplexen in beliebige tierische Organismen hinein und beurteilen diese dann von diesen Gesichtspunkten aus in ihren Leistungen. Dabei liegen ohne Zweifel in jedem Falle andere Verknüpfungen von Bewußtseinsinhalten — diese selbst sind dabei zum Teil sicherlich ganz verschiedener Art — und ganz andere Vorstellungen vor. Vielfach treten auch reine Reflexvorgänge an die Stelle von mit Willen geleiteten. Diese Hinweise sind ganz allgemein angebracht, wenn es gilt, Sinnesleistungen in der gesamten Organismenreihe zu vergleichen und in ihrer Bedeutung für den einzelnen Organismus abzuschätzen. Die Gefahr von Fehlschlüssen ist immer dann besonders groß, wenn nicht objektivierbare Erscheinungen einem Vergleiche ausgesetzt werden.

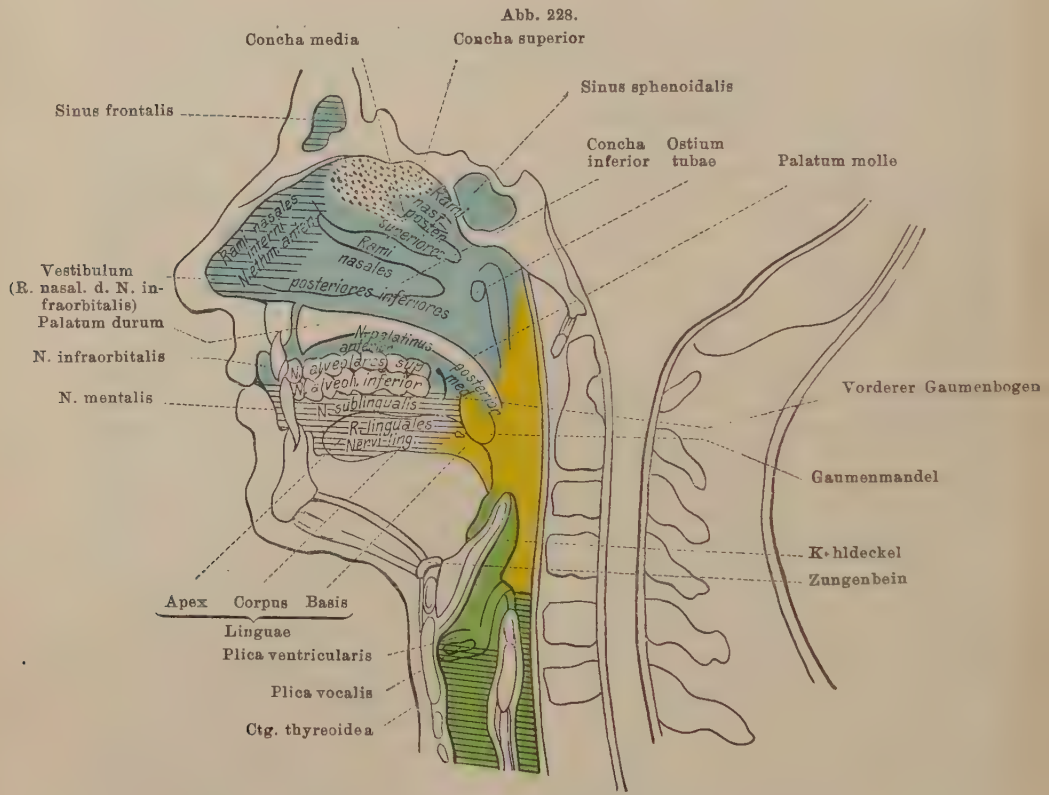
Betrachten wir zunächst jene Einrichtungen, die der Vermittlung und der Bildung von Geruchsempfindungen dienen. Wir haben auch hier einen Reizaufnahmeapparat, Leitungsbahnen und Zentren zu unterscheiden. Werfen wir zunächst einen Blick auf den Bau der ganzen in Frage kommenden Einrichtungen. Wie aus Abb. 228[3]), S. 448 ersichtlich ist, befindet sich die Reizaufnahmestelle in einem beschränkten Bezirk der Nasenschleimhaut. Man bezeichnet diesen im Gegensatz zum übrigen Teil derselben, der Regio respiratoria, als Regio olfactoria. Die Ausdehnung des Riechfeldes ist individuell verschieden, auch zeigen sich Unregelmäßigkeiten in der Grenzbildung. Es kommt ab und zu zum Teil zur Inselbildung, indem Anteile

---

[1]) *L. Löhner* [*Pflügers* Archiv. **212**. 84 (1926)] beobachtete, daß Hunde Personen schon dann nach dem aufgenommenen Geruch zu erkennen vermögen, wenn diese jenen Gegenstand, von dem aus das Versuchstier die Spur aufnimmt, nur etwa 1—2 Sekunden angefaßt haben. — [2]) Vgl. z. B. *A. Hagen:* Die sexuelle Osphresiologie. Barsdorf, Charlottenburg 1901. — [3]) Entnommen: *G. Wetzel* im Handb. der Hals-, Nasen- und Ohrenheilkd. (herausgegeben von *A. Denker* und *O. Kahler*). **1**. 211. J. Springer & Bergmann, Berlin-München 1925.

der Nasenschleimhaut, die Riechepithel aufweisen, von solchen umgeben sind, die das für die Regio respiratoria charakteristische Flimmerepithel besitzen. Eines steht fest, daß im allgemeinen die Ausdehnung des Riechfeldes überschätzt worden ist. Besser als Beschreibungen legen die beiden Abb. 229[1]) u. 230[1]) klar, welche Anteile des Septums Riechepithel aufweisen. Hierzu kommt noch ein Bezirk auf dem mittleren Teil der oberen Muschel. Die gesamte Flächenausdehnung der Regio olfactoria wird auf etwa 500 mm^2 geschätzt[2]).

Abb. 228.



Sensible Gebiete der Nasen- und Mundhöhle und des Rachens. Blau = N. trigeminus 2. Ast; blau schraffiert: N. trigeminus 1. Ast. Horizontale Schraffierung, weiß: N. trigeminus 3. Ast. Punktiert, weiß: N. olfactorius. Gelb: N. glossopharyngeus. Grün, unschraffiert: N. laryngeus superior vagi. Grün, schraffiert: N. laryngeus inferior vagi.

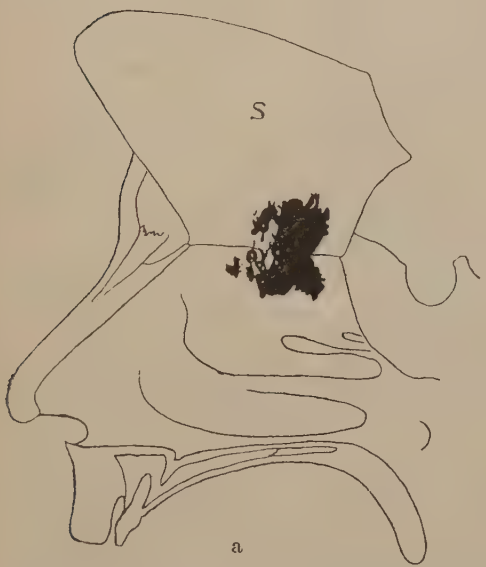
Das Riechepithel besteht aus mehrreihigem Zylinderepithel (vgl. die Abb. 231)[3]). Es enthält einerseits Stützzellen mit Fibrillenstruktur[4]) und andererseits die spezifischen Sinneszellen, auch kurzer Hand Riechzellen genannt. Die letzteren sind langgestreckte, spindelförmige Zellen

---

[1]) Entnommen: *A. v. Brunn:* Arch. f. mikroskop. Anat. **39**. 32 (1892); Naturf.-Gesellsch. Rostock 1891. — [2]) Vgl. hierzu *A. v. Brunn:* Arch. f. mikrosk. Anat. **39**. 32 (1892). — *H. Suchanneck:* Anat. Arch. **6**. 201 (1891). — [3]) Entnommen: *S. Schumacher* im Handb. der Hals-, Nasen- und Ohrenheilk. l. c. 311. — [4]) *W. Kolmer:* Anat. Anz. **36**. 281 (1910).

(vgl. Abb. 232, S. 451)[1]). Sie durchsetzen die ganze Epithelschicht und sind von einander durch Stützzellen getrennt. Der Zelleib, welcher der Lage des Kernes entsprechend eine Anschwellung zeigt, weist zwei Ausläufer auf. Davon ist der äußere etwas dicker als der innere. Der erstere dringt bis zur Oberfläche der Epithelschicht vor und endigt mit einer knopfförmigen Anschwellung. Auf ihr sitzen die Riechhärchen. Ihre Anzahl beträgt etwa 6—8. Der innere Fortsatz ist nichts anderes als der Achsenzylinderfortsatz einer Ganglienzelle! In der Tat stellen die Riechzellen solche dar und stehen in direktem Zusammenhang mit den Riechnervenfasern[2]). Sie sind somit Reiz-

Abb. 229.



Ausbreitung des Riechepithels. *a)* rechte Nasenhöhle. Das Septum ist mit Ausnahme des oberen Randes abgelöst und nach oben geschlagen. Die dunkle Figur stellt die durch Rekonstruktion gewonnene Ausbreitung des Riechepithels dar (40jähr. Mann).

Abb. 230.

Riechfeld eines 30jähr. Mannes.

aufnahmestellen und zugleich ein Teil des zentralen Riechorganes. Wir haben somit ganz ähnliche Verhältnisse vor uns, wie beim Lichtsinnesorgan, bei dem auch Ganglienzellen in die Netzhaut eingelagert sind. Die von der Riechzelle ausgehende Nervenfaser zieht in die Tiefe, biegt dann fast plötzlich um und schließt sich im weiteren Verlauf einem Olfaktoriusbündel an. In diesem verläuft die Faser ungeteilt durch die Lamina cribrosa in den Bulbus olfactorius. In diesem erfolgt nach wiederholter dichotomischer Teilung Auflösung in Endbäumchen.

---

[1]) Entnommen: *A. v. Brunn:* Arch. f. mikrosk. Anat. **39**. 632 (1892). — [2]) *Eckhardt: Eckhardts* Beitr. z. Anat. u. Physiol. **1**. 77 (1858). — *M. Schultze:* Ber. d. preuß. Akad. d. Wissensch. Nov. 1856. — Vgl. über weitere histol. Einzelheiten: *S. Schumacher* im Handb. der Hals-, Nasen- und Ohrenheilk. l. c. **1**. 309 (1925). Hier finden sich zahlreiche Literaturhinweise.

Abb. 231.

Riechepithel mit dem Ausführungsgang einer *Bowman*schen Drüse. Obere Muschel eines 12jähr. Knaben. (500fach vergr.). *Rh* = zusammengeklebte Riechhärchen. *Sz* = Stützzelle. *Rz* = Riechzelle. *Bz* = Basalzelle. *L* = durchwandernder Leukozyt. *K* = Kapillaren. *BB* = *Bowman*sche Blase (Erweiterung des Ausführungsganges der *Bowman*schen Drüse). *BA* = epitheliale Bekleidung des Ausführungsganges.

Abb. 232.

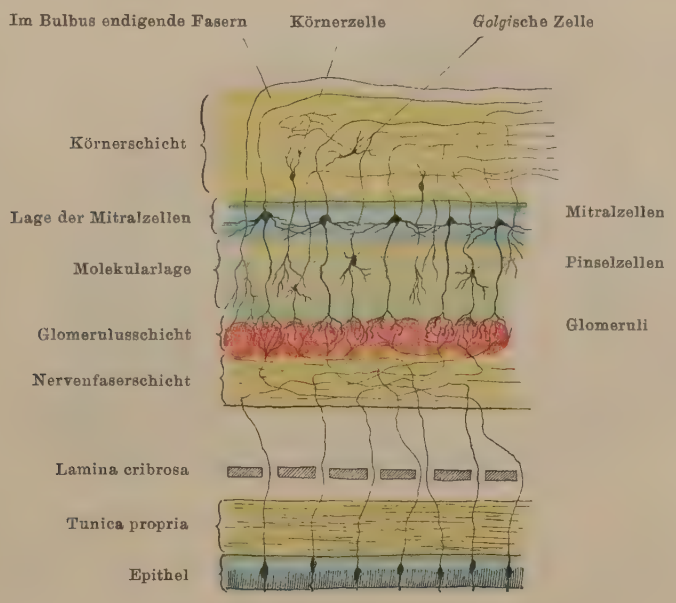
Riechepithel und Stützzellen vom Menschen.

Der Bulbus olfactorius hat einen sehr komplizierten Bau[1]). Die von dem Riechfeld kommenden Nervenfasern, Fila olfactoria genannt, dringen von seiner ventralen Fläche und von seiner Spitze in ihn ein. Im Bulbus beginnt das zweite Neuron. An Zellen sind im Riechkolben vorhanden: Gliazellen, kleine protoplasmareiche Zellen und Mitralzellen. Die letzteren stellen große, die Form eines Dreiecks oder einer Mitra zeigende Zellen dar. Manche sehen auch *Purkinje*schen Zellen der Kleinhirnrinde ähnlich. Ihre protoplasmatischen Fortsätze lassen gewöhnliche Dendritenstämme hervorgehen

[1]) Vgl. hierzu *Hans Brunner* im Handbuch der Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde. l. c. S. 145 ff. Hier findet sich die einschlägige Literatur. Verwiesen sei insbesondere auf: *P. Broca:* Mém. sur le cerveau de l'homme. Paris 1888. — *E. Zuckerkandl:* Anat. Anz. **3**. 425 (1888); Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien. **109** (1900); Arbeiten aus dem Wiener neurol. Inst. **11** (1904); ferner über das Riechzentrum. Stuttgart 1887; Anatomie der Nasenhöhle. 2. Aufl. Wien 1893.

und ferner sog. Riechpinsel, Penicilli olfactorii. Die ersteren bilden nach mehr oder weniger langem Verlauf dichte Geflechte. Die Riechpinsel helfen mittels Endbüscheln die sog. Glomeruli bilden. Diese stellen runde Körperchen dar und sind namentlich an der ventralen Fläche des Bulbus zu Haufen angeordnet. Sie stellen den Ort dar, an dem die Fila olfactoria mit den Dendriten der Mitralzellen in Beziehung treten [1]). Von ihnen aus und anderen Ganglienzellen, genannt Pinselzellen, die ein ähnliches Verhalten wie die Mitralzellen zeigen, zieht die „Riechbahn" im Tractus olfactorius weiter. Vgl. hierzu Abb. 233[2]). Der Traktus enthält neben Nervenfasern auch Ganglien- und Gliazellen. Er geht nach hinten in das Tuberculum olfactorium über (vgl. hierzu Abb. 234) [3]).

Abb. 233.



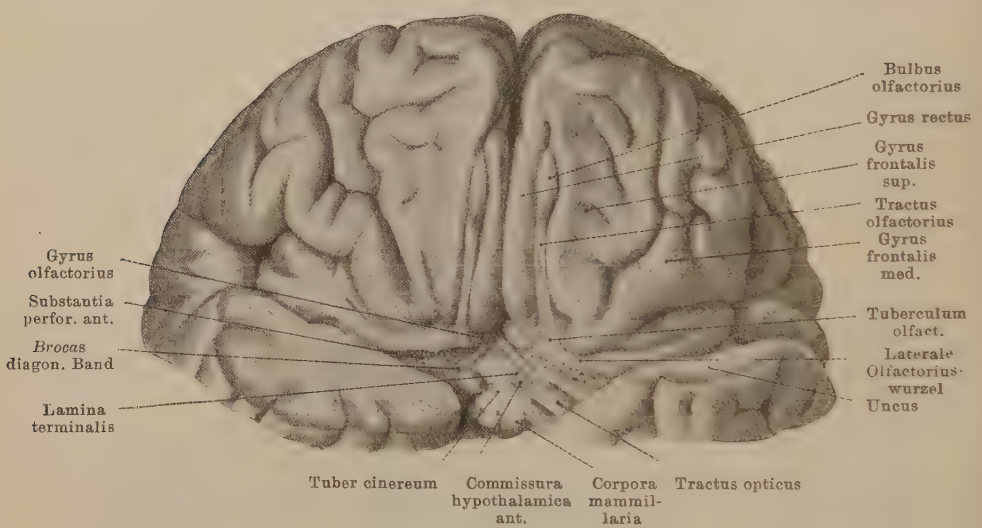
Riechschleimhaut und Bulbus olfactorius (Schema).

Die Traktusfasern zeigen Beziehungen zu den folgenden Hirnteilen, in die sie einstrahlen: vorderer Teil des Gyrus hippocampi. Hierher

[1]) Erwähnt sei, daß beim Menschen in verschiedener Ausbildung am vorderen unteren Teil der Nasenscheidewand ein Organ vorkommt, das als Rudiment eines bei vielen Tieren gut entwickelten Gewebes zu betrachten ist. Es ist mit Riechepithel versehen. Das genannte Organ führt nach seinem Entdecker *Jacobsohn* (1811) den Namen *Jacobsohn*sches Organ. Es steht bei uns mit Nervenbahnen (N. terminalis) in Beziehung, die mit besonderen Ganglienzellen (Ganglion terminale) in Verbindung stehen. Es ist nicht bekannt, welche Bedeutung dieser Einrichtung zukommt. Es wird vermutet, daß der N. terminalis dem sympathischen Nervensystem zugehört und den Gefäßen der Nasenschleimhaut Vasomotoren zuführt. Vgl. *R. E. Mc Cotter:* Anat. record. **6**. 299 (1912); **9**. 243 (1915). — *Ch. Brookover:* J. of comp. neurol. **23**. 131 (1914); **28**. 349 (1917). — *O. Larsell:* J. of comp. neur. **30** (1919). — [2]) Entnommen: *Emil Villiger:* Gehirn und Rückenmark. 8. bis 10. Aufl. 129. Wilh. Engelmann, Leipzig 1922. — [3]) Entnommen: *Hans Brunner* im Handbuch der Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde. l. c. **1**. 137 (1925).

gelangt die „Riechbahn“ durch die Stria olfactoria lateralis. Weitere Fasern dringen in die basale Riechsphäre der anderen Seite ein unter Benützung der vorderen Kommissur. Wieder andere gelangen zum Septum pellucidum, ferner zur Substantia perforata anterior und in den Hirnstamm. Vgl. hierzu Abb. 235 [1]). Es spricht vieles dafür, daß der Gyrus hippocampi [2]) in seinem vorderen Teile das Empfindungszentrum für Riechen darstellt, und zwar verlaufen zu ihm bulbo-kortikale Fasern ungekreuzt und höchstwahrscheinlich auch gekreuzt. Auf alle Fälle bestehen Beziehungen zwischen den beiderseitigen Rindenriechsphären. Alle übrigen Rindenzentren, die mit der Riechbahn in Beziehung stehen, werden von *Cajal* [2]) als Assoziationszentren aufgefaßt. Es sei in dieser Hinsicht insbesondere des Umstandes gedacht, daß auf dem Wege über das basale

Abb. 234.



Basis des Stirnhirnes.

Riechbündel Fasern aus dem Olfaktoriusgebiet zu den Corpora mammillaria und zum Mittelhirn gelangen [3]). Von da finden sich Vermittlungsbahnen zum Thalamus und zum Zwischenhirn. Damit ist eine Beziehung zu sympathischen Zentren und Bahnen geknüpft, die sich z. B. im Einfluß von Geruchsempfindungen auf die Sekretion von Verdauungsdrüsen auswirkt.

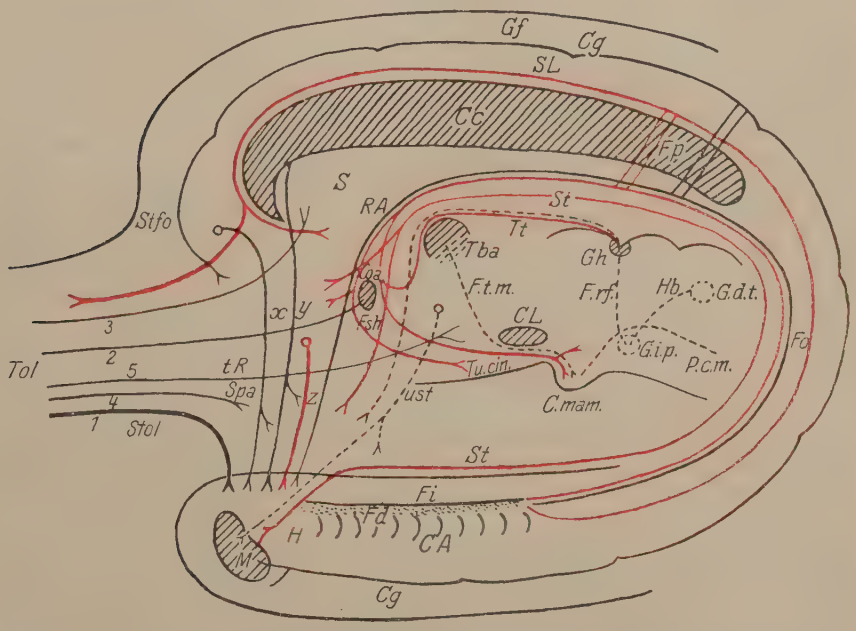
Während die anatomische Erforschung uns über eine fast nicht übersehbare Fülle von Beziehungen im Gebiete der gesamten Riechsphäre, angefangen vom Bulbus olfactorius, in dem die Verhältnisse bereits recht kompliziert liegen [4]), bis zu Projektionsbahnen von kortikalen und subkortikalen Zentren, zu Kommissurenbahnen, die entsprechende Zentren in beiden

---

[1]) Entnommen: *Hans Brunner* im Handbuch der Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde. l. c. S. 172. — Vgl. auch *Emil Villiger:* Morphologie und Faserverlauf des Rhinenzephalon. Habilit.-Schrift. Leipzig 1904. — [2]) *Ramon y Cajal:* Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés. 2. Paris 1911. — [3]) Vgl. hierzu *L. R. Müller* und *R. Grering:* Mediz. Klin. Nr. 16/17 (1925). — [4]) Vgl. auch *Cl. Estable:* Trav. du laborat. de recherches biol. de l'univ. de Madrid. 22. 329 (1924)

Großhirnhemisphären miteinander verbinden, und weiterhin zu jenen zahlreichen Bahnen, die Rindenzentren der gleichen Seite in Verbindung zueinander bringen (Assoziationsbahnen), vermögen wir auffallend wenig positive Kenntnisse über die Beteiligung der einzelnen Zentren an der Geruchsempfindung und -wahrnehmung auszusagen. Wir erwarten, daß sich ein Empfindungszentrum von einem Erinnerungszentrum abgrenzen läßt. Wir denken dabei an die Möglichkeit einer Rinden-Anosmie und an eine

Abb. 235.



Schematische Darstellung der intrazerebralen Verbindungen des Olfaktorius beim Menschen. Rot sind die Projektionsfasern dargestellt, schwarz die Assoziationsfasern, gestrichelt die subkortikal verlaufenden Bahnen. *T. ol.* = Tractus olfactorius. *St. ol.* = Stria olf. lateralis. *M* = Mandelkern. *H* = Gyrus hippocampi. *F. d.* = Fascia dendata. *Fi* = Fimbria. *C. A.* = Cornu Ammonis. *Cg* = Cingulum. *Fo* = Fornix. *C. c.* = Corpus callosum. *F. p.* = Fibrae perforantes. *S. L.* = Striae Lancisi. *G. f.* = Gyrus fornicatus. *St. fo.* = Stirnende des Gyrus fornicatus. *S. p. a.* = Substantia perforata anterior. *t. R.* = tiefe Riechstrahlung. *x* = Verbindungsfasern zwischen Gyrus fornicatus und Gyrus hippocampi. *y* = Verbindungsfasern aus dem Balken (Cortex?) zum Gyrus hippocampi. *z* = Verbindungsfasern des Gyrus hippocampi mit dem Septum pellucidum. *S* = Septum pellucidum. *R. A.* = Riechbündel des Ammonshornes. *Co. a.* = Commissura anterior. *F. s. h.* = Fibrae septohypothalamicae. *ust.* = unterer Thalamusstiel. *S. t.* = Stria terminalis. *Tu. cin.* = Tuber cinereum. *C. L.* = Corpus Luysii. *Tha.* = vorderer Kern des Thalamus. *C. mam.* = Corpus mammillare. *G. h.* = Ganglion habenulae. *G. d. t.* = Ganglion dorsale tegmenti. *G. ip.* = Ganglion interpedunculare. *F. t. m.* = F. thalamo-mammillaris. *T. t.* = Talma thalami. *F. r. f.* = Fasciculus retroflexus. *P. c. m.* = Pedunculus corpus mammillaris. *Hb* = Haubenbahn des Ganglion interpedunculare.

Seelen-Anosmie, d. h. Störungen bestimmter Zellen, z. B. der erwähnten Gegend des Gyrus hippocampi, könnten je nach der Ausdehnung des Herdes das Vermögen zu riechen ganz oder teilweise aufheben. Dabei könnte die Erinnerung an bestimmte Gerüche noch erhalten sein. Andererseits wäre es denkbar, daß nur die letztere aufgehoben wäre. Die betreffende Person würde dann Gerüche wahrnehmen, sie könnte sie jedoch in keine Beziehungen zu früheren Geruchseindrücken bringen. Es sind nun in der Tat Fälle bekannt, bei denen Anosmie bestand und bei denen bei der Sektion im Gyrus

hippocampi und in Nachbargebieten Veränderungen gefunden wurden[1]). Leider handelte es sich immer um umfangreichere Veränderungen, so daß es nicht möglich war, bestimmte Beziehungen des Riechvermögens zu scharf lokalisierten Zentren abzugrenzen oder gar an Hand sekundärer Degenerationen Bahnen herauszuheben, die mit der Vermittlung von Geruchsempfindungen in Beziehung stehen. Es kommt noch hinzu, daß Störungen auf dem Gebiete des Licht- oder Schallsinnes die Aufmerksamkeit sowohl des betroffenen Individuums als auch der Umgebung in viel höherem Maße auf sich lenken als solche des Geruchssinnes. So kommt es, daß wir über mögliche zentrale Störungen im großen und ganzen wenig unterrichtet sind. Eine große Rolle spielt auch der Umstand, daß Ausfallserscheinungen auf dem Gebiete des Geruchssinnes aus peripheren Ursachen recht häufig sind. Ein Katarrh vermag schon das Vermögen, Geruchsempfindungen auszulösen, herabzusetzen bis zu vernichten. Selbstverständlich führt jede irgendwie geartete Veränderung im Sinnesepithelgebiet selbst und in den Zufahrtswegen zu den Empfindungszentren zu Störungen der Geruchsempfindungen, und zwar in allen Abstufungen bis zur völligen Anosmie. Das Tierexperiment vermag auf diesem Sinnesgebiete nicht allzuviel zur Klärung zentraler Lokalisationen beizutragen. Zunächst lassen sich nicht ohne weiteres Vergleiche zwischen den zentralen Einrichtungen, die bei „Riechtieren" (makrosmatischen Tieren) und uns vorhanden sind, ziehen, und dann ist es nicht ganz leicht, zu beurteilen, inwieweit sich bei Tieren Störungen auf dem Gebiete des Riechvermögens finden. Eines steht fest, nämlich, daß wir Erinnerungen an Gerüche besitzen, und diese mit allen möglichen anderen Bewußtseinsinhalten verknüpfen. Riechen wir z. B. Rosenduft, dann taucht vor uns die entsprechende Blume mit allen ihren Besonderheiten auf. Umgekehrt kann der Anblick einer solchen sofort die Erinnerung an den Duft der Rose erwecken. Es ist oft gar nicht leicht, sich zu überzeugen, ob z. B. ein Veilchen riecht oder nicht, weil die Erweckung einer Erinnerung sich geltend machen kann. Während wohl alle normalen Menschen spielend leicht sich Gesehenes und Gehörtes vorstellen können, sind Erinnerungen an Gerüchte nicht so leicht erweckbar. Zumeist treten sie nur dann in Erscheinung, wenn ein entsprechender Reiz von Riechzellen aus erfolgt. Wir vergleichen dann sofort die stattgehabte Empfindung mit früher wahrgenommenen. Es besteht somit gar kein Zweifel, daß wir auch beim Geruchssinn zwischen Empfindung und Erinnerung zu unterscheiden haben. Noch eines möchten wir mit allem Nachdruck hervorheben, nämlich, daß die Auffassung, wonach der Geruchssinn mit allen seinen Einrichtungen bei uns rudimentär entwickelt ist, durchaus nicht zutrifft. Ein Blick auf die ganz besondere Ausgestaltung jener Anteile der Nervenbahnen und Zentren, die mit dem genannten Sinnesepithel in Beziehung stehen, zeigt, daß ein ungemein komplizierter Apparat zur Ausbildung gekommen ist. Er weist keine Anzeichen einer Minderwertigkeit oder gar der Rückbildung auf. Nur in einem Punkte zeigt sich in unserer Organisation eine Unterlegenheit gegen-

[1]) Vgl. z. B.: *J. H. Jackson* u. *Ch. E. Beevor:* Brain. **12**. 346 (1890). — *W. Siebert:* Monatsschr. f. Psychiatr. u. Neurol. **6**. 81 (1899). — *Placzek:* Berliner klin. Wschr. **39**. 1119 (1899). — *A. Onodi* u. *A. Zirkelbach:* Arch. f. Laryngol. **15**. 125 (1904). — Vgl. weitere Literatur bei *L. v. Frankl-Hochwart:* Die nervösen Erkrankungen des Geschmackes und Geruches. 2. Aufl. Alfred Hölder, Wien-Leipzig 1908.

über den makrosmatischen Tieren, es sind dies die Beziehungen der kortikalen Zentren zu den subkortikalen. Diese sind bei den letzteren viel mächtiger ausgebildet als bei uns. Die vielfach verbreitete Vorstellung, wonach der Geruchssinnesapparat bei uns nur rudimentär entwickelt sei, prägt sich auch in der Abschätzung der allgemeinen Bedeutung unseres Geruchssinnes aus. Es wird dabei völlig übersehen, in welch tiefgehender Weise unser Innenleben vom Geruchssinn aus beeinflußt wird. Abgesehen von der schon S. 447 erwähnten Beeinflussung unserer ganzen Stimmung, sei an die gewaltige Einwirkung von ekelerregenden Geruchsempfindungen auf unseren Organismus erinnert. Sie bringen das ganze sympathische und parasympathische Nervensystem in einen Zustand der Erregung, der sich in mannigfaltigster Weise auswirkt: Erblassen, Schweißausbruch, Erbrechen usw. Gestreift sei schon an dieser Stelle, daß auch bei uns schon ganz außergewöhnlich geringfügige Reize genügen, um eine Geruchsempfindung auszulösen.

Hier sei eine kurze Bemerkung über die Beobachtung von Fällen eingeschaltet, bei denen bei der Sektion der N. olfactorius vermißt wurde und Erkundigungen ergaben, daß die betreffenden Personen Geruchsempfindungen gehabt haben sollten[1]). Es ist daran gedacht worden, daß der N. trigeminus diese vermittelt haben könnte. Ebensogut könnte man auch an andere Nervenbahnen denken, die an Beiempfindungen (vgl. hiezu S. 460) beteiligt sind. Es ist unwahrscheinlich, daß einer dieser Nerven, durch Riechstoffe erregt, eine Geruchsempfindung hervorrufen kann; es sei denn, daß die betreffenden Nervenbahnen Beziehungen zum Geruchsempfindungszentrum besitzen, was jedoch nicht erwiesen ist. Man könnte sich allenfalls vorstellen, daß dann, wenn bereits Erinnerungen an Geruchsempfindungen vorhanden sind, durch jene Nervenbahnen, die Beiempfindungen vermitteln, jene zum Mitklingen gebracht werden könnten. Da es sich jedoch um Fälle handelte, bei denen der Riechnerv angeboren fehlte, kann von einer Einprägung von Geruchsempfindungen keine Rede sein. Es ist eigentümlich, daß nachträglichen Erkundigungen über das Vermögen, Gerüche wahrzunehmen, eine so große Bedeutung beigelegt worden ist. Im allgemeinen ist über dieses sehr wenig bekannt. Wer kann von sich und Bekannten etwas über das Riechvermögen aussagen? Wir wissen ferner, daß der Farbenuntüchtige lernt, Farben nach ihrer Helligkeit zu unterscheiden. Warum sollte nicht jemand, der — in Nachahmung eines häufig gesehenen Vorganges — an einer Blume schnüffelt und dabei z. B. eine bestimmte Geschmacksempfindung hat, diese so bezeichnen, wie es allgemein auf Grund einer Geruchswahrnehmung geschieht? Es wäre von größter Bedeutung, wenn mehr solcher Fälle zur Beobachtung kämen und ein Zufall sich böte, daß solche während ihres Lebens auf ihr Vermögen, Gerüche wahrzunehmen, geprüft wären! Man darf an Beobachtungen, die allgemeinen Vorstellungen widersprechen, nicht achtlos vorübergehen. Allerdings ist es auch nicht statthaft, von solchen aus, die ganz offenbare Mängel zeigen, vorhandene Feststellungen umzudeuten!

Begeben wir uns nunmehr zu der Frage, welcher Reiz für die Riechzellen der adäquate ist. Sie läßt sich leider nicht genau beant-

[1]) Vgl. hierzu *Claude Bernard:* Leçons sur le système nerveux. **2**. 224. Paris 1858. — *Lebec:* Progrès méd. Nr. 48. 972 (1883). — *R. Heschel:* Österr. Ztschr. f. praktische Heilkunde. **7**. 177 (1861).

worten. Wir wissen, daß Riechstoffe das reizauslösende Moment darstellen, und daß diese, wie schon der Name besagt, stofflicher Natur sind. Man hat von Odorivektoren gesprochen[1]) und versteht darunter jene stofflichen Elemente, die im Luftstrom übertragen, auf die Riechzellen einwirken. Es gilt nun eine Beziehung zwischen der Konstitution bzw. den physikalischen und chemischen Eigenschaften jener Substanzen, von denen Teilchen imstande sind, Geruchsempfindungen auszulösen, und dem Befund einer erregenden Wirkung auf die Riechzellen zu finden und dann darüber hinaus zu ergründen, wieso es kommt, daß jede derartige Substanz imstande ist, eine besondere Qualität der Geruchsempfindung hervorzurufen. Es sei gleich bemerkt, daß ihre Zahl unübersehbar groß ist. Schon die Art und Weise, wie wir bestimmte Geruchsempfindungen zu bezeichnen pflegen, deutet an, daß die Verhältnisse bei ihrem Zustandekommen nicht einfach liegen können. Vielfach benennen wir die Gerüche einfach nach dem Objekt, von dessen Oberfläche die Riechstoffe herkommen. Wir sagen, dieses Produkt riecht nach Rosen, nach Reseda usw. Derjenige, der viel mit „Geruchsdiagnosen" zu tun hat, erkennt leicht, wie hilflos man in vielen Fällen ist, wenn man einen wahrgenommenen Geruch bezeichnen oder gar beschreiben soll, und doch kann namentlich beim Fahnden auf bestimmte Stoffe der Geruchssinn wertvollste Dienste leisten. Es kommt noch hinzu, daß bestimmte Gerüche von verschiedenen Individuen ganz verschieden bezeichnet werden. Es ist dies durchaus verständlich, denn jedermann sucht in seiner Erinnerung nach einer möglichst ähnlichen Geruchsempfindung. Diese Bemerkungen sollen dartun, wie außerordentlich viel schwieriger sich die Aufgabe gestaltet, eine Einordnung der Geruchsempfindungen in ein bestimmtes System vorzunehmen, als das bei den Licht- und Schallempfindungen der Fall ist.

Betrachten wir zunächst einmal, durch welche Eigenschaften die Riechstoffe ausgezeichnet sind. Sie sind bei gewöhnlicher Temperatur flüchtig. Damit ist schon zum Ausdruck gebracht, daß sie ein Diffusionsvermögen besitzen. Es gibt Riechstoffe, die sich sehr rasch auf große Entfernung verbreiten (z. B. Reseda, Aether aceticus), während andere lange am Ausgangspunkt haften bleiben (Naphthalin, Rose). Die Riechstoffe werden von vielen Stoffen leicht adsorbiert[2]), sie lösen sich in Wasser und Öl[3]) und erniedrigen die Oberflächenspannung des ersteren (vereinzelt auch des letzteren). Interessant ist, daß ultraviolettes Licht die meisten Odorivektoren vernichtet[4]). Weiterhin ist bemerkenswert, daß Stoffe, die flüchtig sind[5]) und die Oberflächenspannung von Wasser erniedrigen[6]), die Eigenschaft zeigen, bei Zerstäubung Körpern, die sich im Zerstäubungskegel

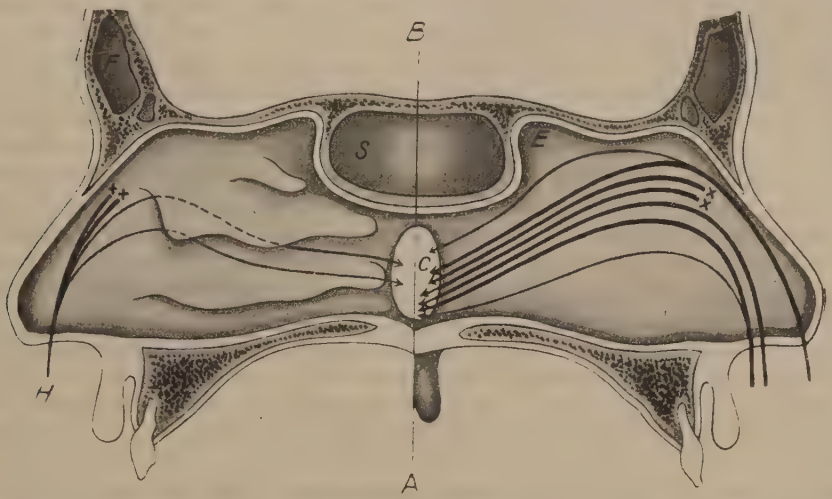
---

[1]) *A. Heyninx:* In.-Diss. Brüssel 1919. — [2]) *H. Zwaardemaker:* Kon. Akad. van Wetenschapen Amsterdam, 29. Juni 1907. — *C. van Dam:* Arch. néerl. de physiol. **1**. 666 (1917). — [3]) *Schwenkenbecher:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 125 (1904). — *E. L. Backman:* J. de physiol. norm. et de pathol. 1 (1917). — [4]) *H. Zwaardemaker* u. *F. Hogewind:* Kon. Akad. van Wetenschapen te Amsterdam. **26**. 1. 26. April 1918. — [5]) Vgl. z. B. *J. Bazzoni:* J. Franklin Inst. 463 (1915). — *H. Zwaardemaker:* Archiv für (Anat. u.) Physiol. 42 (1903). — [6]) Vgl. hierzu *M. Romieu:* Hist. de l'acad. roy. des sciences. 1756 (Paris 1762). — *B. Prévost*: Bull. des sc. par la soc. philomat. de Paris. **1**. 61 (1791). — *Liégois:* Arch. de physiol. **1**. 35, 236 (1868). — *E. R. Watson:* The biochem. j. **16**. 613 (1922).

befinden, eine elektrische Ladung zu übermitteln [1]). Es zeigen insbesondere die Riechstoffe diese Fähigkeit in hohem Maße [2]).

Können wir nun auf Grund dieser Feststellungen im voraus sagen, ob eine bestimmte Verbindung oder ganz allgemein ein bestimmter Stoff oder ein bestimmtes Element eine Geruchsempfindung auszulösen imstande ist oder nicht? Es ist dies ohne Zweifel nicht der Fall. Es gibt Stoffe, die alle oben erwähnten Eigenschaften zeigen und dennoch keine Riechstoffe sind. Immerhin kann man wohl zum Ausdruck bringen, daß jene eine Vorbedingung zur Auslösung einer Geruchsempfindung darstellen. Es müssen jedoch noch andere Momente hinzu kommen.

Abb. 236.



Man denke sich den Kopf hart neben der Nasenscheidewand durch einen rechts von dieser geführten, senkrechten Schnitt gespalten. *A B* stellt die senkrechte Achse, *C* die rechte Choane dar. *E* Recessus sphenoethmoidalis, *F* Stirnhöhle, *S* Keilbeinhöhle, *H* Eintrittsstelle des Luftstromes. Die dicken Linien zeigen den Verlauf der Hauptmasse des Luftstromes. Die dünnen bezeichnen Wege, die nur von einer geringen Luftmenge bestrichen werden.

Bleiben wir zunächst einmal bei den Vorbedingungen der Auslösung einer Geruchsempfindung stehen. In der Regel erfolgt eine solche in der Art, daß Riechstoffe mit der Luft in die Nasenhöhle eingeführt werden. Es ist nun von größtem Interesse, daß diese unter gewöhnlichen Verhältnissen eine bestimmte Bahn beschreibt, und zwar so, daß das Riechfeld nicht von ihr bestrichen wird [3]) (vgl. hierzu Abb. 236) [4]). Die Einatmungs-

[1]) *H. Zwaardemaker, H. A. Knoops* und *M. W. van der Bijl:* Kon. Akad. van Wetenschapen Amsterdam, 25. März 1916. — *H. Zwaardemaker:* Arch. néerl. de physiol. **1**. 347 (1917). — *H. Zwaardemaker* und *H. Zeehuisen:* Kon. Akad. van Wetenschapen Amsterdam. **28**. 31. Mai 1919. — *E. L. Backman: Pflüger*s Arch. **168**. 351 (1917). — [2]) Vgl. über weitere Eigenschaften der Riechstoffe: *H. Zwaardemaker* und *F. Hogewind:* Arch. néerl. de physiol. **4**. 224 (1920). — [3]) Nach *E. Paulsen:* Ber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-physik. Kl. **85**. (3). 348 (1882). — [4]) *E. Paulsen:* Ber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-physik. Kl. **85**. (3). 348 (1882). — *G. Franke*: Arch. f. Laryngol. **1**. 230 (1893). — *Zwaardemaker:* Physiologie des Geruches. Engelmann, Leipzig 1895. — *Réthi:* Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-physik. Kl. **109**. (3). 13 (1900). — Vgl.

luft strömt im Bogen durch jede Nasenhöhle. Seine Konvexität erreicht entweder die obere Muschel gar nicht, oder aber er berührt sie gerade. In den untersten und den seitlichen Abschnitten neben der Strombahn bleibt die Luft nahezu in Ruhe.

Es sei hier gleich angefügt, daß es noch eine andere Möglichkeit des Eindringens von Riechstoffen in die Nasenhöhle gibt, nämlich mit der Exspirationsluft durch die Choanen. Auch sie beschreibt einen ähnlichen Bogen, wie die Inspirationsluft. Der Umstand, daß die Ein- und Ausatmungsluft bei gewöhnlicher Atmung bei ihren Strömen durch die Nasenhöhle von jener Stelle fern gehalten wird, die das Riechepithel aufweist, bedeutet unzweifelhaft einen Schutz für dieses. Es wird so vermieden, daß Staub, kalte und eventuell auch trockene Luft mit jenem in Berührung kommt. Von großer Bedeutung ist, daß jedesmal dann, wenn wir essen, während des Verweilens des Bissens in der Mundhöhle von diesem ausgehende Riechstoffe durch die Choanen nach den Nasenhöhlen gelangen. Vor allem wird dadurch fortlaufend ein Zusammenwirken von Geschmackssinn und Geruchssinn gewährleistet, daß nach erfolgtem Schluckakt, während welchem die Nasenrachenhöhle vom Schlund abgeschlossen ist, eine Exspiration erfolgt. Dabei nimmt die Ausatmungsluft Riechstoffe, die vom vorbeistreifenden Bissen her im Schlunde verblieben sind, mit.

Wir können somit zum Ausdruck bringen, daß unter gewöhnlichen Verhältnissen die Riechstoffe aus der Ein- und Ausatmungsluft durch Diffusion in jene Region der Nasenhöhlen gelangen, in der sich das Riechfeld befindet. Sobald wir nach einem Geruche fahnden, beginnen wir, zu „schnüffeln", d. h. es werden mehrere kurze Inspirationsstöße ausgeführt, wobei der Naseneingang durch Bewegung der Nasenflügel erweitert wird. Es treten die Mm. levatores alae nasi und compressores nasi in Tätigkeit [1]).

Es ist von großem Interesse, daß eine Geruchsempfindung nur dann zustande kommt, wenn die mit Riechstoffen beladene Luft sich in Bewegung befindet, d. h. wenn ein- oder ausgeatmet wird (man kann die Luft auch in die Nasenhöhle einblasen). Es genügt also die bloße Anwesenheit von Riechstoffen in der Luft der Nasenhöhle nicht, um jenen Vorgang auszulösen, der zu einer Geruchsempfindung führt. So kann man z. B. ein Stück Kampfer in die Nase einführen, ohne daß es zu einer Geruchswahrnehmung kommt. Sie tritt sofort in Erscheinung, wenn es vor die Nase gehalten und zugleich eingeatmet wird. Wird die Atmung angehalten, dann hört die Geruchsempfindung wieder auf [2]).

Es fragt sich nun, in welcher Art und Weise die Riechstoffe auf die Riechzellen einwirken. Mehr und mehr hat sich die folgende Vorstellung Geltung verschafft [3]). Die Riechzellen stehen nicht in direkter Beziehung zur benachbarten Luft, vielmehr sind sie von einer Flüssigkeitsschicht bedeckt. Sie entstammt — wenigstens zum Teil — den *Bowman*schen Drüsen (vgl. hierzu Abb. 231, S. 450). Außerdem scheint ihnen noch eine weitere Hülle unmittelbar aufzuliegen. Man hat an eine aus Lipoiden ge-

---

auch *P. J. Mink:* Physiologie der oberen Luftwege. F. C. W. Vogel, Leipzig 1920. — *G. H. Parker:* Smell, Taste and allied senses in vertebrates. Philadelphia 1922. — [1]) Vgl. über die Mechanik der Bewegung der Nasenflügel. *P. J. Mink: Pflüger*s Archiv **120**. 210 (1907). — [2]) Vgl. *H. Cloquet:* Ophrésiologie. Paris 1821. — *F. Bidder* in *Wagner*s Handwörterbuch der Physiol. **2**. 38 (1844). — *H. Hartridge:* J. of physiol. **39**. 54 (1920). — [3]) Vgl. hierzu *H. Zwaardemaker:* Acta oto-laryngologica. **1**. 54 (1918).

bildete Schicht gedacht. Wir hätten in diesem Falle eine wässerige Lösung, die unmittelbar mit der Nasenhöhlenluft in Berührung steht und darunter jene Lipoidschicht, erst dann würde das Sinnesepithel folgen. Voraussetzung für die Einwirkung jener Stoffe, die Geruchsempfindungen auszulösen vermögen, wäre nunmehr, daß sie einerseits in Wasser und andererseits in Lipoiden löslich sind. Nicht jeder Stoff, der diese Vorbedingungen erfüllt, ist nun ein Riechstoff, vielmehr gehört zu dieser Eigenschaft noch, daß er in eine bestimmte Beziehung zum Inhalt der Riechzelle treten kann, sei es nun, daß durch das Eindringen jenes Stoffes bestimmte Zustandsänderungen ausgelöst werden, wie Verschiebung von Ionengleichgewichten, Änderung in kolloiden Systemen usw., oder sei es, daß eine chemische Umsetzung erfolgt und mit allen diesen Vorgängen verknüpft sich Potentialunterschiede ausbilden. Auf alle Fälle muß sich an die erfolgte Gleichgewichtsstörung ein Vorgang anschließen, der die Zelle wieder in den Ausgangszustand zurückführt, damit sie für einen neuen Reiz vorbereitet ist. Bei allen diesen Überlegungen bleibt der Umstand unberücksichtigt, daß die bloße Anwesenheit eines Riechstoffes in der Nasenluft nicht genügt, um eine Geruchsempfindung auszulösen. Es muß noch die Luftbewegung hinzukommen. Es ist schwer zu sagen, welche Bedeutung dieser Bedingung zukommt. Es ist vielleicht ein bestimmtes Gefälle in der Konzentration an riechenden Stoffen erforderlich, um zu einem Erfolg zu führen. Bei ruhender Nasenhöhlenluft ist ein solches nicht vorhanden, bzw. es wird rasch ausgeglichen, während bei bewegter eher die Möglichkeit von Konzentrationsunterschieden gegeben ist, folgt doch jeder Inspiration eine Exspiration. Dazu kommt, daß innerhalb der Nasenhöhle durch Adsorption von seiten des Schleimes der Nasenschleimhaut und durch sie selbst, fortlaufend ein Gefälle unterhalten werden könnte, sofern durch den Luftwechsel die Möglichkeit eines Ausgleiches verhindert wird.

Voll befriedigen kann uns übrigens keine Ansicht über das Zustandekommen eines Erregungsvorganges im Riechepithel, die nicht die sicherlich dabei stattfindenden energetischen Umwandlungen berücksichtigt. Hier klafft eine weite Lücke in unseren Kenntnissen. Weder wissen wir, welche Energieform als Reiz in Frage kommt, noch kennen wir den in den in Frage kommenden Sinneszellen ausgelösten Vorgang.

Im Bestreben tiefer in die näheren Umstände einzudringen, die zur Reizauslösung führen, hat man jene Substanzen, die Riechstoffe abgeben, in ihrer chemischen Konstitution verglichen[1]). Es unterliegt nun keinem Zweifel, daß ganze Klassen von nah verwandten Verbindungen zur Gruppe

[1]) Vgl. hierzu *H. Zwaardemaker:* Die Physiologie des Geruches. Engelmann, Leipzig 1895; im Handb. der biolog. Arbeitsmethoden (herausgegeben von *Emil Abderhalden*). Abt. V, Teil 7, 455. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1923; im Handbuch der Hals-, Nasen- und Ohrenheilk. l. c. 439 (1925). In allen drei kritischen Darstellungen findet sich die einschlägige Literatur. — Vgl. auch *W. Ramsay:* Nature. **26**. 187 (1882). — *E. Erdmann:* Z. f. angewandte Chemie. 103 (1900). — *G. Cohn:* Die Riechstoffe. F. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1905. — *H. Rupe:* Ber. d. Deutschen chem. Gesellsch. **33**. 3401 (1900). — *Marchand:* Deutsche Parf.-Ztg. 1. 242 (1915). — *Heinrich Teudt:* Z. f. angewandte u. allg. Chemie. **108**. 137 (1919). — *Hans Heller:* Biol. Zbl. **39**. 364 (1919). — *Hans Henning:* Ergebnisse der Physiol. **17**. 572 (1919). — *A. Tschirch:* Schweiz. Apothekerztg. **59**. 229 (1921). — *H. Zwaardemaker:* Arch. néerl. de physiol. **6**. 336 (1922). — *J. v. Braun* u. *W. Kaiser:* Ber. d. Deutschen chem. Gesellsch. **56**. 2268 (1923). — *J. v. Braun* u. *W. Teuffert:* Ebenda. **58**. 2210 (1925).

der Riechstoffe gehören[1]). Es sei als Beispiel die Klasse der Terpene genannt. Wir wissen ferner, daß in homologen Reihen niedere Glieder oft keine Geruchsempfindung auszulösen vermögen, während die höheren zu den Riechstoffen gehören. Ferner vermögen wir nicht riechende Stoffe durch Einfügung bestimmter Gruppen in solche zu verwandeln, wobei freilich die Erteilung bestimmter Eigenschaften, z. B. die Flüchtigkeit, das Wesentliche ist. So können wir Aminosäuren in ihre Ester verwandeln und beobachten dann, daß jede einzelne davon eine etwas anders riechende Verbindung ergibt. Man hat an die Beteiligung bestimmter Atome im Molekül gedacht, ferner den ungesättigten Gruppen große Aufmerksamkeit gewidmet und endlich bestimmten Atomgruppierungen eine ausschlaggebende Bedeutung in der Auslösung von Geruchsempfindungen zuerkannt. *Zwaardemaker* hat von odoriphoren Gruppen gesprochen. Wir wollen an dieser Stelle nur auf diese Bemühungen, eine bestimmte Ordnung in die unübersehbar große Anzahl von Geruchsempfindungen hineinzubringen, hinweisen und nicht auf Einzelheiten eingehen. Nur soviel sei hervorgehoben, daß das Problem, sie in Zusammenhang mit der chemischen Konstitution der Riechstoffe zu bringen, trotz verheißungsvoller Vorstöße noch nicht gelöst ist. Zunächst muß man im Auge behalten, daß die Struktur- und Konfigurationsformeln in mancher Hinsicht nur Symbole darstellen und nicht ohne weiteres etwas über die Aktivität der einzelnen Gruppe in Lösung bzw., allgemeiner ausgedrückt, in einem bestimmten Milieu, auszusagen vermögen. Ferner wird vielfach versäumt, neben jene Stoffe, die eine Geruchsempfindung auslösen, solche zu stellen, die eine ähnliche Struktur haben, jedoch keine Riechstoffe sind. Man erkennt bei solchen vergleichenden Darstellungen ohne weiteres, daß sich Strukturverhältnisse und Eigenschaften von Stoffen nicht trennen lassen, d. h. man wird bei jeder Substanz den Bau und alle in Betracht kommenden Eigenschaften zu berücksichtigen haben.

Es sei an dieser Stelle einer Besonderheit im Verhalten der durch Riechstoffe ausgelösten Empfindungen gedacht, der wir bisher noch nicht begegnet sind, auf die wir jedoch bei den Hautsinnesorganen und den von ihnen aus ausgelösten Empfindungen wieder stoßen werden. Es ist dies der Umstand, daß Geruchsempfindungen leicht mit solchen aus anderen Sinnesgebieten derart zu einer Einheit verschmelzen, daß sie sich psychisch nicht auseinander halten lassen[2]). Es gilt dies in erster Linie für Empfindungen, die zugleich von Riechzellen und Geschmackzellen aus ausgelöst werden[3]). Es ergibt sich jedoch auch ein Verschmelzen von Empfindungen, wenn andere Sinnesorgane neben den Riechzellen solche vermitteln. Vor allem kommen in dieser Hinsicht der Kälte- und Wärme-, Tast- und der Schmerzsinn in Betracht. Nur dann, wenn die zweite (eventuell kommen auch mehrere in Frage) Empfindung sich stark geltend macht, kommt es zu einer getrennten Wahrnehmung der Einzelempfin-

---

[1]) Vgl. eine Zusammenstellung von riechenden Stoffen bei *Emil v. Skramlik:* Handbuch der Physiologie der niederen Sinne. **1.** 80. Georg Thieme, Leipzig 1926. — [2]) Vgl. hierzu *H. Oehrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **41.** 227 (1921). — *E. v. Skramlik:* Naturwissenschaften. **12.** 813. 1924. — [3]) Vgl. hierzu *A. Rollett: Pflüger*s Arch. **74.** 383 (1899). — *H. Beyer:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **35.** 260 (1904). — *W. A. Nagel:* Ebenda. **35.** 268 (1904); **38.** 196 (1905). — *H. Zwaardemaker:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 120 (1903); Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **38.** 189 (1905).

dungen. So haben wir bei der Einwirkung von Essigsäure mit sich führender Luft auf die Nasenschleimhaut einerseits vom Riechstoff aus die Auslösung einer Geruchsempfindung und zugleich entsteht die Empfindung des Stechens. Wirken Mentholdämpfe ein, dann ist die erstere Empfindung von einer solchen der Abkühlung, der Kälte, begleitet. Tritt jedoch die die Geruchsempfindung begleitende Empfindung nicht deutlich hervor, dann ist es zumeist nicht möglich, sie abzugrenzen und gesondert zur Wahrnehmung zu bringen. Wir müssen hier einschalten, daß in der Nasenschleimhaut frei beginnende Trigeminusfasern vorkommen, die auch im Riechfeld anzutreffen sind. Ferner finden sich in unmittelbarer Nähe der Nasenhöhle im Pharynx superior Geschmackszellen. Der letztere Umstand läßt es verständlich erscheinen, weshalb so leicht Geruchs- und Geschmacksempfindungen zusammen ausgelöst werden können.

Aus dem eben Dargelegten ergibt sich die Notwendigkeit zwischen Riechstoffen zu unterscheiden, die nur die Riechzellen erregen und solchen, die zugleich erregend auf andere Sinneszellen einwirken. An und für sich erscheint es überraschend, daß eine bestimmte Substanz auf verschiedene Sinneszellen im Sinne eines Reizes wirken kann. Wir haben zwar bereits erfahren, daß adäquate und inadäquate Reize zu derselben Empfindungsqualität führen, sofern durch beide eine wirksame Erregung in der zugehörigen Nervenbahn zum Empfindungszentrum gesandt wird. Maßgebend für den Vorgang der spezifischen Empfindung ist ja immer das kortikale Zentrum. Hier haben wir es jedoch kaum mit inadäquaten Reizen für das eine oder andere Sinnesorgan zu tun, vielmehr ist anzunehmen, daß nicht gleiche Eigenschaften der in Frage kommenden Stoffe es sind, die bei den verschiedenartigen Sinneszellen für die Auslösung des Erregungsvorganges in Betracht kommen; ja in manchen Fällen ist es denkbar, daß ganz verschiedene Verbindungen maßgebend sind. Abgesehen von Spuren von Verunreinigungen besteht die Möglichkeit einer Umwandlung einer riechenden Substanz in eine andere Verbindung, die z. B. Schmerzempfindung oder Geschmacksempfindung oder beide auslöst. So kann ein Ester hydrolysiert werden. Er selbst ist Riechstoff, seine Anteile — Säure und Alkohol — haben einen anderen Reizwert. Ein Aldehyd, der Geruchsempfindung auslöst, kann zur Säure oxydiert werden und in dieser Form wirksam werden. Diese Beispiele zeigen, daß man durchaus nicht ohne weiteres Riechstoffe als solche für die Auslösung andersartiger Empfindungen als Geruchsempfindungen verantwortlich machen darf. Was übrigens die Hervorrufung von Geschmacksempfindungen durch „Riechstoffe“ anbetrifft, so werden durch diese nur zwei Arten von solchen bewirkt, nämlich die Empfindungen süß und sauer.

Zu sehr interessanten Ergebnissen führten Versuche, die Geruchsempfindung auf jene Seite zu lokalisieren, von deren Riechfeld aus sie zur Auslösung kommt[1]). Es ergaben sich dabei Unterschiede je nach der gewählten Riechsubstanz. So wird bei Anwendung von Eukalyptol richtig lokalisiert, d. h., wenn der Riechstoff vor die linke Nasenöffnung gehalten wird, dann wird die entsprechende Nasenseite angegeben. Bei Verwendung von Geraniol ist dies nicht der Fall[2]). Eine genaue Analyse der gemachten

[1]) *E. v. Skramlik:* Z. f. Sinnesphysiol. **56**. 59 (1924). — [2]) Vgl. auch *E. H. Weber:* Ber. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-physikal. Kl. 85, 126 (1852).

Beobachtungen führte zum Ergebnis, daß eine Lokalisation nur dann möglich ist, wenn neben der Auslösung einer Geruchsempfindung zugleich eine andere Empfindung mitbeteiligt ist, sei es nun eine Geschmacks-, Kälte-, Wärme- oder Tastempfindung.

Eigenartig ist die Projektion der Geruchsempfindungen je nach der Art der Begleitempfindung. Bei Mitwirkung saurer oder süßer Geschmacksempfindung erfolgt die Lokalisation nach dem Nasenboden. Bei Kälteempfindung wird in die mehr nach außen zu gelegenen Anteile des Vorraumes zum mittleren Nasengang, bei Wärmeempfindung in ziemlich der gleichen Weise und bei Tast- und (Stich-)Schmerzempfindung an diejenige Stelle der Schleimhaut der Nasenhöhle projiziert, die das Vestibulum nasi bedeckt. Insbesondere wird nach den seitlichen Anteilen der genannten Gegend lokalisiert.

Die schon erwähnte Beobachtung, wonach bei gleichzeitiger Erregung verschiedener Empfindungszentren bestimmte Empfindungen zustande kommen, ist in mehr als einer Hinsicht von größtem Interesse. Es sei daran erinnert, daß die zentralen Anteile des „Geruchssinnapparates" außerordentlich viele Beziehungen zu vielen Teilen des Zentralnervensystems verraten. Sie sind höchstwahrscheinlich der morphologische Ausdruck für die Zusammenfassung verschiedener Empfindungsqualitäten zu einer einheitlichen Wahrnehmung. Ferner erklärt sich vielleicht daraus, daß vielfach ein Komplex von Empfindungen vorliegt, die Schwierigkeit in der Erweckung der Erinnerung an einen bestimmten Geruch. Sie taucht auf, wenn wir die gleiche Empfindung wahrnehmen, dagegen ist es oft unmöglich, in gleicher Weise, wie wir in unserem Vorstellungsleben z. B. etwas in roter oder grüner usw. Farbe zu denken oder einen bestimmten Ton zu „erwecken" vermögen, eine bestimmte Geruchsempfindung zu reproduzieren. Wahrscheinlich finden sich in dieser Beziehung große individuelle Unterschiede[1]). Als ich einmal beim Pipettieren aus Versehen eine ganz geringe Menge von telluriger Säure in den Mund bekam, nahm ich trotz eifrigen Ausspülens sofort den knoblauchartigen Geruch nach Methyltellur wahr. In ganz kurzer Zeit war die spezifische Geruchsempfindung verschwunden, obwohl noch tagelang jedermann, mit dem ich in Berührung kam, sofort fragte, was ich für einen seltsamen Geruch an mir hätte. Es war ohne Zweifel insbesondere die Ausatmungsluft der Träger des Riechstoffes Methyltellur. Nachdem ich vollständig von dieser Verbindung befreit war, vermochte ich Untersuchungen über die Bildung von Methyltellur durch niedere Organismen deshalb nicht durchzuführen, weil ich beim Beschnüffeln der Kulturflüssigkeit oft die Empfindung eines knoblauchartigen Geruches hatte, der von anderen Personen nicht wahrgenommen werden konnte. Die gleiche Beobachtung machte ich bei der Untersuchung des bekannten Sekrets vom Stinkdachs. Auch hier war das Vermögen, die in Spuren penetrant riechende Substanz mit dem Geruchssinn wahrzunehmen, eine zeitlang aufgehoben, und dann kam eine Zeit, in der besonders dann, wenn absichtlich geschnüffelt und an jenen Geruch gedacht wurde, die betreffende Geruchsempfindung sehr lebhaft hervortrat[2]).

---

[1]) Vgl. hierzu *Hans Henning:* Der Geruch. Johann Ambr. Barth, Leipzig 1924. — [2]) Vgl. hierzu das S. 466 über Parosmien Dargelegte.

Vor allem interessiert uns die Beobachtung, daß es Substanzen gibt, die nur vom Riechepithel aus Empfindungen auslösen und solche, die daneben noch ein weiteres oder gar mehrere Sinnesorgane beteiligen und so mehrere Empfindungen zusammenklingen lassen, deshalb so sehr, weil sie die Hoffnung erweckt, eine bestimmte Ordnung in die unübersehbar große Anzahl von Geruchsempfindungen hineinzubringen. Die Anzahl der reine Geruchsempfindungen vermittelnden Substanzen ist ziemlich klein. Es gehören dazu z. B. die folgenden Verbindungen[1]): Myrcen, Pinen, Limonen, Caryophyllen, Decylalkohol, Geraniol, Linalool, Terpineol, Benzylalkohol, Zitral, Ionon, die gesättigten Fettsäuren von der Kapronsäure an aufwärts, eine Reihe von Estern (Essigsäureoctylester, Kapronsäureäthylester, Benzoesäureäthylester), Cumarin, Anethol, Guajakol, Kresol, Eugenol, Moschusarten, Indol, Skatol usw. Man sieht aus dieser Zusammenstellung, daß Verbindungen verschiedener Körperklassen und ferner wohl- und auch schlechtriechende Substanzen vertreten sind.

Wir müssen uns nunmehr mit der Frage der Einteilung der Geruchsempfindungen beschäftigen. Wir stehen damit vor keiner leichten Aufgabe! Schon *Linné*[2]) versuchte eine solche. Er ging dabei im wesentlichen von botanischen Gesichtspunkten aus. *A. v. Haller*[3]) teilte die Geruchsempfindungen von ästhetischen Gesichtspunkten aus ein. Frühzeitig wurde der Versuch unternommen, chemische Anhaltspunkte zur Ordnung der mannigfaltigen Geruchsempfindungen heranzuziehen[4]). Interessant ist, daß auch der Umstand, wonach es reine Geschmacksempfindungen und solche mit Begleitempfindungen gibt, Berücksichtigung fand[5]). Wäre es möglich, die gewaltige Fülle von Stoffen, die an Stelle von reinen Geruchsempfindungen solche gemischter Art hervorbringen, in der Weise aufzuteilen, daß man die einzelnen Empfindungen durch Analyse oder durch Synthese erkennbar machen könnte, dann wäre Hoffnung vorhanden, die Anzahl der eigentlichen Geruchsempfindungen ganz bedeutend einzuschränken. Versuche, bestimmte gemischte Geruchsempfindungen dadurch hervorzurufen, daß eine solche reiner Art mit einer Kälte-, Wärme-, Geschmacks- usw. -empfindung kombiniert wurde, führten zu keinem greifbaren Ergebnis[6]). Immerhin ist das vielleicht ein Weg, in gemischten Geruchsempfindungen den reinen Anteil an ihnen zu erkennen. Wir dürfen allerdings nicht außer acht lassen, daß auch unter jenen Substanzen, die zur Zeit als solche gelten, die reine Geruchsempfindungen auslösen, welche sind, die in Wirklichkeit solche gemischter Art zur Auslösung bringen, d. h. die Beiempfindungen vermitteln, ja, wir können nicht einmal mit Bestimmtheit behaupten, daß es reine Riechstoffe gibt, d. h. solche Stoffe, die ausschließlich eine Geruchsempfindung hervorrufen!

Wir können vorläufig nichts anderes tun, als Anordnungen von Geruchsqualitäten, wie sie zur Zeit üblich sind, anzuführen. Es vermag zur Zeit keine davon voll zu befriedigen. Es sind ausschließlich subjektive Momente, die zu ihnen geführt haben. Es fehlt die Objektivierung des die Geruchs-

---

[1]) Entnommen: *E. v. Skramlik:* l. c. — [2]) *K. v. Linné:* Amoenitates academicae. **3**. 195 (1756). — [3]) *A. v. Haller:* Elementa physiologiae. **5**. 162. Lausanne 1763. — [4]) *Lorry:* Hist. et mém. de la soc. royale de méd. **7**. 306 (1784). — *Fourcroy:* Ann. de chim. et de physique. **26**. 232 (1798). — [5]) *R. Fröhlich:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-physik. Kl. **6**. 322 (1851). — *A. Bain:* The senses and the intellect. 154. London 1868. — [6]) *E. v. Skramlik:* l. c.

empfindung auslösenden Momentes. Mit Sehnsucht erinnern wir uns der klaren Grundlagen, die für den Reiz des Licht- und Schallsinnes geschaffen sind. Dort konnten wir die Reizqualität und -quantität physikalisch deuten. Wenn auch die Beziehungen zwischen den durch schwingende Energie bestimmter Art ausgelösten Empfindungen und dieser mehrfach keine fest geschlossenen waren, so befanden wir uns doch auf sicherem Boden.

Zwaardemaker[1]) gibt die folgende Einteilung:

Rein olfaktive Riechstoffe.

Klasse 1: Ätherische Gerüche (Odores aetherei).
Beispiele: Essigsaures Isoamyl, Äthylheptenon, Azeton, Chloroform.

„ 2: Aromatische Gerüche[2]) (Odores aromatici).
Beispiele: Kampfer, Borneol, Eukalyptol; Zimtaldehyd; Carvon (Kümmel), Äthylnonylketon, Thymol; Zitral; Nitrobenzol.

„ 3: Balsamische Gerüche (Odores fragrantes).
Beispiele: Geraniol, Terpineol, Anthranilsäure, Äthylester; Piperonal, Ionon, Iron; Vanillin.

„ 4: Moschusgerüche (Odores ambrosiaci).
Beispiele: Trinitroisobutyltoluol (Kunstmoschus), Muscon.

„ 5: Lauchartige (allyl-kakodylartige) Gerüche (Odores Alliacei).
Beispiele: Merkaptan, Äthylsulfid, Trimethylamin, Methyltellur, Brom.

„ 6: Brenzliche Gerüche (Odores empyreumatici).
Beispiele: Toluol, Kresol, Naphthalin.

„ 7: Kaprylgerüche (Odores hircini).
Beispiel: Kapronsäure.

„ 8: Widerliche Gerüche (Odores tetri).
Beispiel: Pyridin, Chinolin.

„ 9: Brechenerregende oder ekelhafte Gerüche (Odores nauseosi).
Beispiel: Skatol.

Scharfe Riechstoffe, d. h. solche, die vom Trigeminus aus Beiempfindungen auslösen.

Auch hier ist eine Gruppierung versucht worden, indem man einzelne Verbindungen als Typen von gemischten Geruchsempfindungen herausstellte: Formaldehyd, konzentriertes Eugenol oder Ionon, Chlor, Jod, Ammoniak, Ameisensäure, Pyridin in großer Konzentration.

Endlich sind jene gemischten Geruchsempfindungen für sich abgegrenzt worden, bei denen Geschmacksempfindungen beteiligt sind: süß: Chloroform; Anethol; Cumarin; Schwefelwasserstoff; sauer: Fettsäuren.

---

[1]) *H. Zwaardemaker:* Die Physiologie des Geruches. Engelmann, Leipzig 1895. — [2]) *S. Ohma* [Arch. néerl. du physiol. **6**. 567 (1922)] schlägt eine Unterteilung, wie folgt, vor: Bittermandelgerüche, Kampfer- und Gewürz- und endlich Zitralgerüche.

Befriedigen kann vor allem die Einteilung der gemischten Geruchsempfindungen nicht. Sie sind viel komplexerer Art, als die gegebene Übersicht das vermuten läßt[1]).

Wir müssen uns nunmehr mit der Frage beschäftigen, wie wir uns die Beziehungen zwischen den durch die erwähnten Riechstoffe in den Sinneszellen ausgelösten Vorgängen zu den einzelnen Empfindungsqualitäten vorzustellen haben. Wir wissen nichts Bestimmtes über Zusammenhänge bestimmter Sinnesepithelzellen und jenen Stellen in der Großhirnrinde, in denen die Geruchsempfindung zustande kommt, und dennoch müssen wir annehmen, daß bestimmte Empfindungsqualitäten zentral an Vorgänge gebunden sind, die sich in bestimmten Zellen abspielen. Es ist anzunehmen, daß die einzelne Sinneszelle mit einer oder mehreren in der zugehörigen Großhirnrindenschicht enthaltenen Ganglienzellen in Verbindung steht, so daß wir auch hier einen ganz bestimmten Aufbau des einzelnen „Elementes" des ganzen Sinnesapparates vor uns haben, der der Vermittlung von Geruchsempfindungen dient. Es besteht aus der Sinneszelle, der aus ihr abgehenden Nervenbahn, jenen eigenartigen Zellen im Bulbus olfactorius, die wir S. 450 in ihren Beziehungen zu den Glomeruli olfactorii kennen gelernt haben, der von den Mitralzellen weitergehenden Bahn und den zugehörigen Zellen in der Rinde des Gyrus hippocampi. An welcher Stelle des Zentralnervensystems das Zusammenfließen der so häufig ausgelösten Beiempfindungen mit den eigentlichen Geruchsempfindungen stattfindet, ist unaufgeklärt.

Weder können wir die Geruchsempfindungen in Parallele mit den Lichtempfindungen setzen, noch mit den Schallempfindungen. Es bestehen zwar mancherlei Ähnlichkeiten, jedoch auch wesentliche Unterschiede. So haben wir z. B. schon der Unmöglichkeit der Analyse gemischter Geruchsempfindungen, an deren Zustandekommen mehrere Sinne beteiligt sind, gedacht, während, wie wir noch erfahren werden, eine solche dann möglich ist, wenn ein Gemisch von reinen Geruchsempfindungen vorliegt. Wir erinnern uns, daß auch der Lichtsinnapparat eine solche nicht ermöglicht. Insofern wäre wenigstens in einer Hinsicht eine gewisse Übereinstimmung vorhanden; jedoch ergeben sich in vieler Beziehung wesentliche Unterschiede.

Sehen wir uns zunächst nach Beobachtungen um, die unsere Vorstellungen über die Beziehungen der Reizsetzung und der Auslösung einer bestimmten Geruchsempfindung in bestimmte Bahnen zu lenken vermögen, nachdem wir erkannt haben, daß wir von den bisher mitgeteilten Befunden aus außerstande sind, eine Theorie der Funktionen des Geruchssinnapparates zu entwickeln, die nicht ganz und gar in der Luft steht. Da stoßen wir zunächst auf Feststellungen der folgenden Art. Wirkt ein bestimmter Riechstoff auf das Riechepithel ein, dann kommt es nach einiger Zeit zu einer Abstumpfung und schließlich zu einer vollständigen Aufhebung der anfänglichen Geruchsempfindung[2]). Man hat den erreichten Zustand mit dem Adaptationsvorgang in der Netzhaut

[1]) Vgl. über eine Einteilung von psychologischen Gesichtspunkten aus bei *Hans Henning:* Der Geruch. Ein Handbuch für die Gebiete der Psychologie, Physiologie, Zoologie, Botanik, Chemie, Physik, Neurologie, Ethmologie, Sprachwissenschaft, Literatur, Ästhetik und Kulturgeschichte. Johann Ambrosius Barth, Leipzig 1924. Hier finden sich zahlreiche Quellen. — [2]) *E. Aronsohn: Virchows* Archiv. Physiol. Abt. 321 (1886). — *J. Hermanides:* Onderzog. physiol. labor. te Utrecht. **10**. (5) (1909). — *N. Vaschide:* J. de l'anat. et de la physiol. **38**. 85. (1902).

verglichen[1]). Den viel gebrauchten Ausdruck einer Ermüdung möchten wir vermeiden. Es handelt sich ohne Zweifel um die Erreichung eines Zustandes, in dem eine Erregung nicht mehr stattfindet. Es ist schwer zu sagen, ob das Auslöschen der Geruchsempfindung peripher oder zentral (z. B. im Bulbus olfactorius) bedingt ist. Nachdem nun jener Zustand eingetreten ist, in dem die betreffende Geruchsempfindung ausbleibt, kann man durch einen anderen Riechstoff wieder eine solche auslösen. Auch diese ist auslöschbar, sobald der Reiz längere Zeit angedauert hat. Für uns ist zunächst der wesentlichste Punkt der, daß eine bestimmte Geruchsempfindung durch eine längere Reizdauer vernichtet werden kann, während zugleich andere Riechstoffe noch Erfolge in Gestalt der ihnen zukommenden Empfindungen zeitigen. Freilich sind dann von jenen größere Mengen erforderlich, als wenn sie ohne vorausgegangene Einwirkung eines anderen Riechstoffes zur Geltung kommen. Es ist die Reizschwelle verschoben[2]). *Zwaardemaker* nimmt zur Erklärung dieses Befundes an, daß allen Riechstoffen eine Komponente gemeinsam sei. Er zieht einen Vergleich mit der Weißvalenz (vgl. hierzu S. 195) beim Lichtsinn[3]), doch muß man mit solchen Analogien vorsichtig sein, weil durch sie zu leicht die Vorstellung einer prinzipiellen Wesensgleichheit entsteht.

Der erwähnte Vorgang der Umstimmung nach Einwirkung eines bestimmten Riechstoffes führt nicht immer zu einer Auslöschung einer bestimmten, vorhanden gewesenen Geruchsempfindung, vielmehr kann es auch zu einer andersartigen kommen[4]). So verschwindet beim Beschnüffeln von Propionsäure der anfänglich vorhandene Geruch nach Essigsäure, und es verbleibt der widerliche, ranzige Fettsäuregeruch. Nitrobenzol weist zunächst einen intensiven Bittermandelgeruch auf. Nach einigen Atemzügen ist dieser ausgelöscht, und es tritt Geruch nach Gummi auf. Übrigens sind die Geruchswahrnehmungen bei verschiedenen Individuen verschieden. So wird als „Nachgeruch" beim Nitrobenzol auch ein solcher nach Teer oder Pech angegeben. Eine große Bedeutung für die Qualität des Nachgeruches hat u. a. die Konzentration des Riechstoffes[5]).

Die Beobachtungen, wonach nach Auslöschung einer Geruchsempfindung durch andere Riechstoffe als jenem, der die Umstimmung hervorgebracht hat, noch solche auslösbar sind, zeigen, daß für die einzelnen Geruchsempfindungen verschiedene Anteile des gesamten Geruchssinnapparates in Betracht kommen. Im gleichen Sinne spricht die große Zahl von Beobachtungen über teilweise Ausfallserscheinungen auf dem Gebiete der Geruchsempfindungen und ferner die mit Auswahl wiederkehrenden, nachdem zuvor eine vollständige Anosmie bestanden hatte[6]). Zahllos sind Beobachtungen über Hyposmien und auch Hyperosmien unter der Einwirkung bestimmter Stoffe (Gifte usw.). Auch über Parosmien liegen viele Angaben vor[7]). Man versteht darunter das Auftreten von bestimmten

---

[1]) *E. L. Backman:* Onderzog. physiol. laborat. te Utrecht. **19**. (5). (1918). — [2]) *K. Komuro:* Arch. néerl. de physiol. **6**. 20, 58 (1921). — [3]) *H. Zwaardemaker:* Handbuch der Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde. l. c. 471. — [4]) Vgl. *W. A. Nagel:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **15**. 82 (1897). *F. B. Hofmann:* Z. f. Biol. **78**. 63 (1923). *M. Kauffmann:* Z. f. Sinnesphysiol. **42**. 271 (1908). — [5]) Vgl. hierzu auch *S. Ohma:* Arch. néerl. de physiol. **6**. 567 (1922). — [6]) *A. Rollett:* *Pflügers* Archiv. **74**. 383 (1899). — *F. B. Hofmann:* Z. f. Biol. **73**. 29 (1921); **78**. 63 (1923). — [7]) Vgl. hierzu die Literatur und Mitteilung von Einzelfällen bei *L. v. Frankl-Hochwart:* Die nervösen Erkrankungen des Geschmackes und Geruches. 2. Aufl. Alfred Hölder, Wien-Leipzig 1908.

Geruchsempfindungen, ohne daß die entsprechenden Riechstoffe einwirken. Es steht nicht fest, wodurch sie bedingt sind, und von wo aus sie zur Auslösung kommen. Einige Beobachtungen sprechen dafür, daß sie zentral bedingt sind.

Es ist weiterhin geprüft worden, was für Empfindungen ausgelöst werden, wenn zwei und mehr Riechstoffe zugleich auf die Riechzellen einwirken. So kann man z. B. dem einen Riechfeld den einen und dem anderen einen anderen Riechstoff zuleiten. Bei derartigen Versuchen sind je nach den gewählten Bedingungen, wie Art und Konzentration der verwendeten Riechstoffe, verschiedene Beobachtungen gemacht worden. Es sind unter anderem Erscheinungen beobachtet, die zunächst lebhaft an diejenigen erinnern, die wir bei der Besprechung des Phänomens des Wettstreites der Sehfelder kennen gelernt haben (vgl. S. 175), d. h. es macht sich bald diese, bald jene Geruchsempfindung geltend. Es ist fraglich, ob man von einem eigentlichen Wettstreit der „Riechfelder" sprechen darf, denn bei genauer Beobachtung läßt sich feststellen, daß bei der Einwirkung von zwei Riechstoffen die Möglichkeit besteht, willkürlich den einen oder anderen Geruch hervortreten zu lassen. Ferner ist die Aufhebung von Geruchsempfindungen beobachtet worden, wenn zwei und mehr Riechstoffe zugegen sind[1]). Diese Feststellung hat praktische Bedeutung. So hat man z. B. den Geruch des Jodoforms mit Perubalsam, denjenigen des Rizinusöles durch den Aldehyd von Ceylonzimtöl und Vanille verdeckt bzw. ausgelöscht. Das Wesen dieser Erscheinung ist nicht aufgeklärt.

Uns interessiert in besonders hohem Maße der Befund, daß durch kombinierte Einwirkung von mehreren Riechstoffen eine neue Geruchsempfindung hervorgerufen werden kann, und daß ferner die Möglichkeit einer Analyse in die Teilgeruchsempfindungen gegeben ist[2]). Wir haben somit Verhältnisse vor uns, wie wir sie beim Schallsinn und den Schallempfindungen kennen gelernt haben. Zu Studien über Kombinationsgeruchsempfindungen und deren Zerlegung in ihre Anteile können nur solche Riechstoffe verwendet werden, die an und für sich reine Geruchsempfindungen auslösen. Wir haben schon S. 461 darauf hingewiesen, daß bei den gemischten Geruchsempfindungen, an deren Zustandekommen mehrere Sinne beteiligt sind, eine Auflösung in die von jedem Empfindungszentrum beigesteuerte Empfindungskomponente unmöglich ist.

Überblicken wir nun alle bis jetzt geschilderten Feststellungen auf dem Gebiete der Geruchsempfindungen, so kommen wir zu der folgenden Anschauung über deren Zustandekommen[3]). Es finden sich im Riechfelde die Sinnesepithelien in bestimmter Anordnung. Sie stehen durch bestimmte Nervenbahnen zu bestimmten zentralen Stellen in Beziehung. In diesen werden bei der Übertragung von Erregungen bestimmte Vorgänge ausgelöst, die ganz bestimmte Empfindungsqualitäten zur Folge haben. Diese

[1]) Vgl. *H. Zwaardemaker:* Die Physiologie des Geruches. l. c.; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 409 (1900); J. de psychol. 785 (1924). — *E. L. Backman:* Kon. Akad. van Wetenschap. te Amsterdam. 25. 971 (1917). — *J. Hermanides:* In.-Diss. Utrecht 1909. — *E. B. Titchener:* Americ. j. of psychol. 27. 435 (1916). — *H. Henning:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. Abt. 1. 77. 272 (1917). — [2]) *W. A. Nagel:* Z. f. Psychol. und Physiol. der Sinnesorgane. 15. 82 (1892). — *E. v. Skramlik:* Klin. Wschr. 2. 1250 (1923); Naturwissenschaften. 12 (1924). — [3]) Vgl. hierzu *H. Zwaardemaker:* Die Physiologie des Geruches. Engelmann, Leipzig 1905. — *F. B. Hofmann:* Z. f. Biol. 73. 29 (1921); 78. 63 (1923).

können in reiner Form zum Vorschein kommen, wenn ein bestimmter Reiz in Gestalt der Einwirkung eines bestimmten Riechstoffes auf bestimmte Riechzellen erfolgt. Es sind höchst wahrscheinlich die einzelnen Sinneszellen in bestimmter Weise abgestimmt und nicht von jedem beliebigen Riechstoff aus beeinflußbar. Wir können uns sehr wohl vorstellen, daß z. B. das Lösungsvermögen der Sinneszellgrenzschicht nicht bei allen Riechepithelien das gleiche ist. Ferner besteht die Möglichkeit, daß der Riechstoff erst durch Kombination mit einem in jenen enthaltenen Stoffe zum reizauslösenden Produkte wird. Kommt es zur Reizung mehrerer, auf verschiedene Riechstoffe eingestellter Riechzellen, dann ist ein entsprechender zentraler Vorgang die Folge. Er kann sich darin äußern, daß die Hervorrufung mehrerer Geruchsempfindungsqualitäten zu einer neuen Empfindung führt, wobei die Möglichkeit der getrennten Wahrnehmung der „Partialgerüche" erhalten bleiben kann. Das Zusammenklingen mehrerer Geruchsempfindungen kann aber auch zu einer Abschwächung bis Aufhebung von Geruchsempfindungen führen. Endlich kann eine Empfindung andere übertönen. Schließlich haben wir noch den wiederholt erörterten Fall, daß sich der reinen Geruchsempfindung Empfindungen beimischen, die von anderen Sinnesorganen aus vermittelt sind. Hierbei kommt es zu einer unauflösbar verknüpften einheitlichen Empfindung. Im Prinzip läßt sich somit die unübersehbar große Fülle der verschiedenartigsten Geruchsempfindungen auf das in feinster Weise abgestufte Zusammenklingen einiger weniger Grundempfindungen zurückführen, wobei der Umstand, daß Empfindungszentren anderer Sinnesorgane mitwirken können, die Mannigfaltigkeit jener Empfindungen noch gewaltig erhöht.

Es bedarf noch weiterer gründlicher Forschungen, um zu einer restlos auf eindeutigen Befunden aufgebauten Theorie des Vorganges der Geruchswahrnehmung zu gelangen. Störend macht sich der Umstand geltend, daß das subjektive Moment eine ausschlaggebende Rolle bei der Angabe der stattgehabten Empfindungen spielt, und zwar vor allem insofern, als bei der Einwirkung ein und desselben Riechstoffes verschiedene Personen verschiedene Angaben machen. Hinzu kommt, daß ein sehr großer Teil der Menschen dauernd mehr oder weniger ausgesprochene Störungen in der Nasenschleimhaut aufweist (Katarrhe). Schließlich beeinflußt auch das Rauchen die Funktion der Riechzellen. Kurz und gut, es ist das Riechfeld viel mehr Schädigungen ausgesetzt, als die bisher besprochenen Sinnesepithelien (Neuroepithel des Sehorganes und *Corti*sches Organ). Schließlich stört die vergleichende qualitative und quantitative Untersuchung des Geruchssinnes noch der Umstand, daß ein und dasselbe Individuum von beiden Riechfeldern aus verschiedene Wahrnehmungen macht, d. h. ein und derselbe Riechstoff kann, der linken oder rechten Nasenhöhle dargeboten, einen verschiedenen Geruch aufweisen.

Es bleibt uns nun noch, etwas über den Schwellenreiz und die Unterschiedsschwelle mitzuteilen. Diejenige Menge an Riechstoffen, die notwendig ist, um eine Geruchsempfindung auszulösen, ist für verschiedene Substanzen verschieden groß[1]). *Zwaardemaker* gibt als Reiz-

[1]) Vgl. *Valentin:* Lehrbuch der Physiol. 2. Aufl. **2**. 292 (1848). — *Emil Fischer* u. *Penzoldt: Liebigs* Ann. d. Chemie. **239**. 131 (1887). — *J. Passy:* C. r. de la soc. de biol. **114**. 306, 786, 1140 (1892); **4**. (nouv. série). 84, 137 (1892). — *L. Seffrin:* Z. f. Biol. **65**. 493 (1915). — *Toulouse:* Revue de méd. 895 (1899). — *Toulouse* u. *Vaschide:*

schwelle z. B. die folgenden Mengen, ausgedrückt in Grammen der betreffenden Stoffe in 1 cm^3 Luft, an: Azeton $0{\cdot}4 \cdot 10^{-8}$; Kampfer $1{\cdot}6 \cdot 10^{-11}$; Nitrobenzol $4{\cdot}1 \cdot 10^{-11}$; Ionon $1{\cdot}0 \cdot 10^{-13}$; Merkaptan $4{\cdot}4 \cdot 10^{-14}$; Äthylbisulfid $3{\cdot}0 \cdot 10^{-13}$; Valeriansäure $2{\cdot}1 \cdot 10^{-12}$; Pyridin $4{\cdot}0 \cdot 10^{-11}$; Skatol $4{\cdot}0 \cdot 10^{-12}$ [1]). Die Unterschiedsschwelle stellt die kleinste prozentische Verstärkung des Reizes dar, die eben als eine Zunahme des primären Reizes wahrgenommen wird. Es ist einleuchtend, daß zu ihrer Feststellung eine rasche Durchführung der Versuche erforderlich ist, weil sich sonst die S. 465 erwähnten Adaptationsvorgänge bemerkbar machen. Es zeigte sich, daß die Unterschiedsschwelle bei verschiedenen Riechstoffen verschieden ist [2]). Für die Reaktionszeit, d. h. für jene Zeit, die vom Moment der Zuführung des Riechstoffes bis zur Auslösung der Empfindung und der Bekanntgabe ihres Eintrittes (z. B. durch Signale) verstreicht, sind je nach der Qualität und der Intensität des Reizes verschiedene Werte festgestellt worden. Es seien einige Werte genannt [3]):

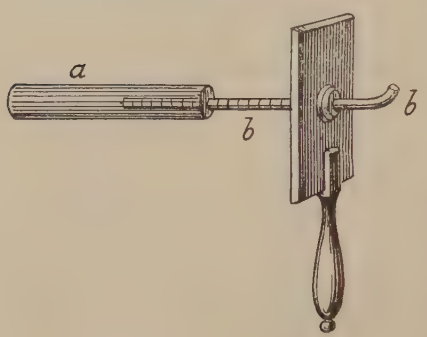
Riechstofflösung	Riechstärke in Olfaktien	Reaktionszeit in Sekunden	Wahrscheinlicher Fehler
Muskon	5	0·53	18%
„	10	0·51	19 „
Äthylbisulfid	5	0·66	12 „
Guajakol	$1^1/_2$	0·68	11 „
„	3	0·67	5 „
„	5	0·55	12 „
„	10	0·42	11 „
Baldriansäure	10	0·42	13 „
„	20	0·48	16 „
„	40	0·49	10 „
„	80	0·52	18 „
Pyridin	5	0·54	9 „
„	10	0·50	8 „
Skatol	100	0·44	10 „
„	200	0·39	14 „

Sobald die Adaptationserscheinungen sich geltend machen, vergrößert sich die Reaktionszeit. Zu den erwähnten Werten ist noch folgendes zu bemerken. *Zwaardemaker* hat zum Zwecke vergleichender Versuche eine Einheit, genannt Olfaktie, eingeführt. Sie bedeutet den „normalen" Schwellenwert eines Geruchsreizes von bestimmter Qualität. Er benützt zu ihrer Feststellung einen besonderen Apparat, genannt Olfaktometer (vgl. Abb. 237, S. 470) [4]). Er besteht aus einem Glasrohr *(b)*, durch das der Nasenöffnung Luft zugeführt wird. Über dieses wird ein Kautschuk- oder Tonzylinder *(a)*

C. r. de la soc. de biol. **1**. (2). 379 (1890). — *M. Berthelot:* Ann. de chim. et phys. **22**. (7). 460 (1901); C. r. de l'acad. **138**. 1249 (1904). — Vgl. auch *G. Grijins:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 509 (1906). — [1]) Vgl. neuere Bestimmungen bei *E. L. Backman:* Onderzog. physiol. Laborat. Utrecht. **18**. (5). 349 (1917). — *C. Huyer:* Ebenda. **18**. (5). 89 (1917). — *F. B. Hofmann* u. *A. Kohlrausch:* Biochem. Z. **156**. 287 (1925). — *T. Mitsumoto:* Z. f. Sinnesphysiol. **57**. 144 (1926). — [2]) Vgl. *J. Hermanides:* Onderzog. physiol. Laborat. Utrecht. **10**. (5) (1909). — [3]) Entnommen: *H. Zwaardemaker* im Handbuch d. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilkunde. l. c. 472. — [4]) Nach *H. Zwaardemaker:* Dondersfeestbundel. Amsterdam. 178 (1888). — Vgl. auch die ganzen Methoden *H. Zwaardemaker:* im Handbuch der biol. Arbeitsmethoden (herausgegeben von *Emil Abderhalden*). Abt. V, Teil 7. 498 ff. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1923.

geschoben, der zuvor in eine Riechstoff abgebende Flüssigkeit getaucht worden ist. Ihr Gehalt an jenem ist bekannt. Nunmehr wird, während die Versuchsperson Luft durch das genannte Glasrohr durch die eine (oder bei Gabelung des Rohres in beide) Nasenöffnung streichen läßt, der erwähnte Zylinder vorgeschoben, so daß ein immer größerer Teil seiner Innenfläche von der eingeatmeten Luft bestrichen wird. Sobald die Versuchsperson meldet, daß sie eine Geruchsempfindung hat, wird festgestellt, ein wie langes Stück des Zylinders über das Glasrohr hinausragt. Diese Länge stellt für den betreffenden Riechstoff eine Olfaktie dar. Man kann die Verdünnung der Riechstofflösung so wählen, daß gerade ein 1 *cm* langes Stück des Zylinders von der Einatmungsluft bestrichen werden muß, um eben eine Geruchsempfindung auszulösen. Nunmehr hat man die Möglichkeit, bei verschiedenen Personen vergleichende quantitative Prüfungen über Schwellenwerte auszuführen.

Abb. 237.



Was die Intensität eines Geruches anbetrifft, so hängt sie von mancherlei Momenten ab. In Betracht kommen: die Menge der „Moleküle" des Riechstoffes, die Art seiner Ausbreitung im Gebiete der Riechspalte (keine zu rasche und keine zu langsame Diffusion). Ferner kommt die Größe der Lösung des Riechstoffes in der die Regio olfactoria bedeckenden Flüssigkeitsschicht in Frage, endlich spielt noch das Ausmaß jener Vorgänge eine Rolle, die sich unmittelbar am Riechepithel abspielen. Schließlich beobachtet man auch eine Verstärkung der Geruchsempfindung gegenüber jener, die von einem Riechfelde ausgelöst wird, wenn man unter jedes Nasenloch eine gleich konzentrierte Lösung eines reinen Riechstoffes hält[1]). Noch ausgesprochener ist die Erscheinung der Summation der Reizwirkung, wenn Riechstoffe mit Nebenwirkungen verwendet werden.

Zum Schlusse wollen wir noch des Umstandes gedenken, daß vom Gebiete des N. olfactorius aus mancherlei Reflexvorgänge ausgelöst werden. Wir haben einiger bereits gedacht. Es sei nochmals an den Einfluß des Geruches auf die Tätigkeit der Verdauungsdrüsen erinnert und an die Auslösung des Brechaktes durch ekelhafte Gerüche mit allen mit ihm vergesellschafteten Erscheinungen. Es sind ferner Beziehungen zur Atemtätigkeit festgestellt[2]). Sie sind von größter Bedeutung. Angenehme Gerüche bewirken Vertiefung der Inspiration. Irrespirable führen zu Atemstillstand. Von der Nasenschleimhaut aus kann ferner vermehrte Tränentätigkeit ausgelöst werden. Es ist nicht ganz leicht, die vom Riechfeld auslösbaren Reflexe von jenen zu trennen, bei denen der N. trigeminus beteiligt ist. Es sei in dieser Hinsicht an den Niesreflex erinnert[3]).

---

[1]) *E. v. Skramlik:* Z. f. Sinnesphysiol. **56**. 69 (1924). — [2]) *Gourewitsch:* In.-Diss. Bern 1883. — *Ch. Henry:* C. r. de la soc. de biol. 443 (1891). — *H. Beyer:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 261 (1901). — [3]) Physiologie II, Vorlesung 17.

Vorlesung 18.

Geschmackssinn und Geschmacksempfindungen.

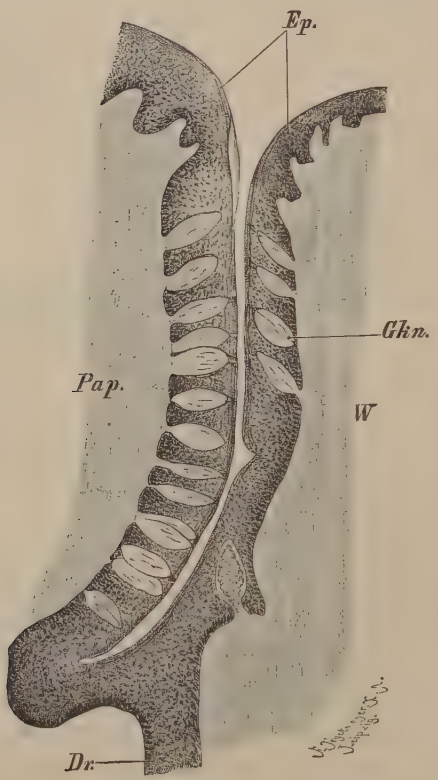
Wir sind bereits bei der Besprechung der Geruchsempfindungen auf Empfindungen gestoßen, die von Geschmackszellen ausgelöst werden. Wir lernten dabei die vielfach auf das engste verknüpfte Zusammenarbeit beider Sinnesorgane mit ihren zugehörigen Empfindungszentren kennen. Sie äußert sich nicht nur in der bereits besprochenen Form einer gemischten Geruchsempfindung, wobei es unmöglich ist, die an ihrem Zustandekommen beteiligten Anteile der in Frage kommenden Empfindungszentren zu trennen, vielmehr spielen auch selbständige, d. h. für sich sich geltend machende, neben einander herlaufende Geruchs- und Geschmacksempfindungen eine sehr große Rolle. Wenn wir einen Bissen kauen, dann vollziehen sich beständig Sinnesreize. Abgesehen von den taktilen, die von wesentlichster Bedeutung für die Bewegungen der am Kauakt beteiligten Muskeln sind, kommt es zur Auslösung von Geschmacksempfindungen. Zugleich streichen durch die Choanen Riechstoffe nach der Nasenhöhle zu und vermitteln Geruchsempfindungen. Von beiden Sinnesorganen aus werden Reflexe ausgelöst, die sich in der Sekretion von Verdauungssäften auswirken[1]). Die tägliche Erfahrung zeigt, wie wenig im allgemeinen Geruchs- und Geschmacksempfindungen von einander getrennt werden. Die Bezeichnung „schmecken" wird vielfach da angewandt, wo von riechen gesprochen werden sollte. Durch bloßes Zuhalten der Nase lassen sich Empfindungen, die durchaus als Geschmacksempfindungen betrachtet werden, als in Wirklichkeit vom N. olfactorius vermittelte erkennen. Man braucht z. B. nur bei zugehaltener Nase Apfel- und Zwiebelstückchen zu kauen, um sich zu überzeugen, daß die Unterscheidung beider mittels der Geruchsempfindung erfolgt[2]), denn sie lassen sich nur dann erkennen, wenn die Nasenöffnungen frei gegeben werden. Dazu ist noch zu bemerken, daß beim Zuhalten der Nase das Eindringen von Riechstoffen durch die Choanen selbst dann fast völlig ausbleibt, wenn man schluckt. Diese Erkenntnis ermöglicht die Aufnahme manches Arzneimittels, wie z. B. des Rizinusöles, ohne daß unangenehme psychische Begleiterscheinungen auftreten. Es ist nur erforderlich die Zuführung bei geschlossener Nase vorzunehmen. Es ist in der erwähnten Hinsicht nicht ohne Interesse,

---

[1]) Physiologie I, Vorlesung 4, 5, 6. — [2]) Vgl. hierzu *Chevreul:* J. der physiol. expérim. 4. 1824. — *C. Th. Becker* und *R. O. Herzog:* Zeitschr. f. physiol. Chemie. 52. 499 (1907).

daß in manchen Gegenden das Wort schmecken ganz allgemein sowohl für riechen als auch für das eigentliche Schmecken verwendet wird.

Abb. 238.



Teil eines Längsschnittes durch eine Papilla vallata des Menschen. *Pap.* = Papille. W = Wall. *Ep.* = Epithel der freien Flächen. *Gkn.* = Geschmacksknospe. *Dr.* = Tangentialschnitt durch den Ausführungsgang einer serösen Drüse.

Während wir es bei den bis jetzt besprochenen Sinnesorganen mit solchen zu tun hatten, bei denen das Sinnesepithel an bestimmten Stellen lokalisiert ist, zeigt der Geschmackssinn in dieser Hinsicht mehrere Eigentümlichkeiten. Zunächst fällt auf, daß die Sinneszellen, die der Auslösung der Geschmacksempfindung dienen, bei uns in verschiedenen Altersstufen nicht die gleiche Verbreitung zeigen[1]). Ihre Anzahl ist in den ersten Lebensjahren größer als später. Darüber hinaus zeigen sich nun auch noch auffallend große individuelle Unterschiede. Endlich kommt noch eine recht unregelmäßige Verteilung jener Gebilde hinzu, in denen sie eingebettet sind[2]). Es sind dies die sog. Geschmacksknospen[3]). Diese finden sich in die Papillae circumvallatae, foliatae und fungiformes der Zunge eingelagert (vgl. hierzu Abb. 238)[4]). Ferner finden sich solche am weichen Gaumen und ferner an der hinteren Fläche des Kehldeckels und an der inneren der Stellknorpel[5]).

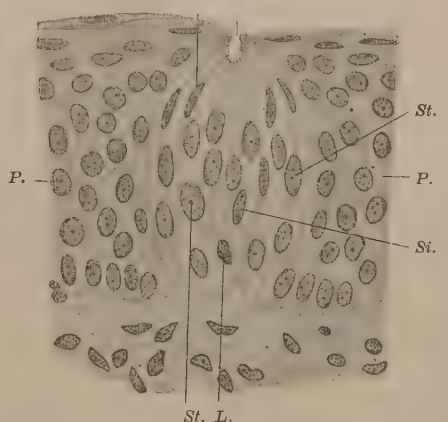
---

[1]) Vgl. hierzu *V. Urbantschitsch:* Beobachtungen über Anomalien des Geschmacks, der Tastempfindungen und der Speichelsekretion infolge von Erkrankungen der Paukenhöhle. Stuttgart 1876. — *Shore:* J. of physiol. **13**. 191 (1892). — *F. Kiesow:* Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **26**. 412 (1901); **36**. 90 (1904). — [2]) *K. Hopf* und *D. Edzard:* Zeitschrift f. Morphol. u. Anthrop. **12**. 545 (1910). — *E. v. Skramlik:* Zeitschr. f. Sinnesphysiol. **56**. 69 (1924). — [3]) *Schwalbe:* Arch. f. mikroskop. Anat. **3**. 504 (1897). — *Lovén:* Ebenda. **4**. 96 (1867). — [4]) Entnommen: *S. Kallius* im Handbuch d. Anat. d. Menschen v. *K. v. Bardeleben*. Leipzig 1918. — Vgl. auch die prachtvollen Abbildungen von Geschmacksknospen der Papilla foliata des Kaninchens bei *Martin Heidenhain:* Arch. f. mikrosk. Anatomie. **85**. Abt. 1. 365 (1914). — [5]) Vgl. u. a. *E. Verson:* Sitzungsber. der Akad. d. Wissensch. Wien, math.-physikal. Kl. **57**. 1093 (1868). — *C. Davis:* Arch. f. mikrosk. Anat. **14**. 158 (1877). — *F. Kiesow* und *R. Hahn:* Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgan. **27**. 80 (1901). — *F. Kiesow: Wundts* philosoph. Studien. **10**. 523 (1894); **12**. 255, 464 (1896). — *P. Michelson: Virchows* Arch. **123**. 389 (1891). — *B. Grossmann:* Monatsschr. f. Ohrenh. **55**. Suppl. **1**. 1174 (1921).

Die Form der Geschmacksknospen ist verschieden, bald knospenförmig, bald länglich ovoid, bald mehr tonnenförmig[1]). Sie durchsetzen das Pflasterepithel der erwähnten Papillen bis nahe zu seiner Oberfläche. Das genannte Epithel zeigt an der Stelle, an der sich das zugespitzte Ende der Geschmacksknospe findet, gewöhnlich eine leichte Einsenkung. Die Beziehung der Geschmacksknospenspitze zu der Oberfläche des Pflasterepithels wird mittels eines ganz kurzen Kanales, Geschmacksgrübchen genannt, hergestellt. Seine Mündung ist Geschmacksporus genannt worden. Mit dem der Spitze entgegengesetzten, breiten Ende sitzt die Geschmacksknospe auf der Lamina propria auf.

Die Geschmacksknospen zeigen verschiedene Zellarten. Die einen sind Stützzellen und andere Stiftzellen genannt worden. Es spricht vieles dafür, daß den letzteren die Funktion, Geschmacksempfindungen zu vermitteln, zukommt. Sie sind als Sinneszellen anzusprechen. Sie stellen schlanke, stäbchenförmige, gerade gestreckte Zellen dar (vgl. hierzu Abb. 238)[2]). In der Mitte zeigen sie eine Anschwellung. Ihr entspricht die Lage des Kernes. Das periphere Ende der Stiftzelle zeigt ein Stiftchen. Es ragt frei in das Geschmacksgrübchen hinein. Eine gut entwickelte Geschmacksknospe weist 12—20 solcher Stiftzellen auf.

Abb. 239.



Geschmacksknospe vom Abhange einer Papilla vallata vom Menschen. 400fach vergrößert. *P.* = geschichtetes Pflasterepithel. *Gp.* = Geschmacksporus, der in das Geschmacksgrübchen führt. *Si.* = Sinneszellen (Stiftzellen), deren Stiftchen im Geschmacksgrübchen vorragen. *St.* = Stützzellen. *L.* = Leukozyt.

Die Stiftzellen sind in unregelmäßiger Weise zwischen Stützzellen eingelagert. Diese schließen die Geschmacksknospe nach außen ab. Man hat diese Außenschicht von Stützzellen auch Deckzellen genannt. Die im Inneren der Geschmacksknospe befindlichen Stützzellen zeigen annähernd zylindrische Form. Sie sind als Pfeilerzellen bezeichnet worden.

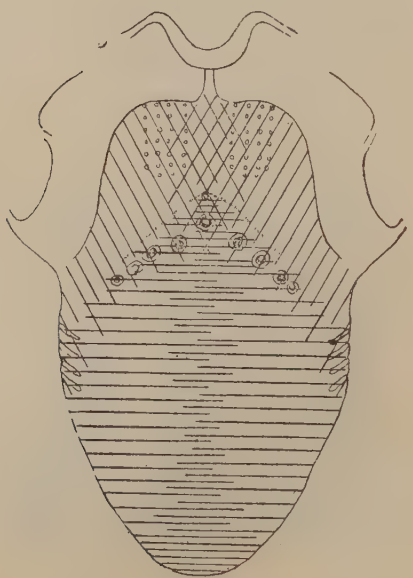
Besonderes Interesse erfordert die Beziehung der Sinnesepithelzellen zum Nervensystem. Nach neueren Forschungen stellen die Stiftzellen keine zu Sinneszellen umgewandelte Ganglienzellen dar, wenigstens steht fest, daß die Nervenbahnen, die von ihnen Erregungen übermittelt erhalten, nicht direkt aus ihnen hervorgehen. In der Gegend der Papillae vallatae und der foliatae trifft man auf ein sehr dichtes, aus Ästchen des N. glosso-

---

[1]) Vgl. die Literatur und weitere Einzelheiten bei *S. Schumacher* im Handb. der Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde. l. c. 343 ff. — [2]) Entnommen: *S. Kallius* im Handb. d. Anat. d. Menschen v. *K. v. Bardeleben*. Leipzig 1918.

pharyngeus hervorgehendes, subepitheliales Nervengeflecht[1]). Von ihm aus dringen Nervenfasern zwischen das die Geschmacksknospen von einander trennende Epithel ein. Sie zeigen baumartige Verästelungen und Endknöpfchen (intergemnale Endigungen). Andere Fasern umspinnen die Deckzellen der Knospen bis gegen den Geschmacksporus hin (zirkumgemnale Endigungen). Weitere Fasern dringen in das Innere der Geschmacksknospen ein und umspinnen besonders dicht die Stiftzellen (intragemnale Endigungen). Es erhalten auch die als Stützzellen bezeichneten Zellen zahlreiche Nervenfasern. Man hat deshalb an die Möglichkeit gedacht, daß auch sie Sinnesepithelien darstellen.

Abb. 240.



Innervation der Zungenschleimhaut durch: N. lingualis (horizontal schraffiert); N. glossopharyngeus (schräg schraffiert); N. vagus (punktiert).

Was nun die Zahl der Geschmacksknospen anbetrifft, so finden sich in den Papillae vallatae etwa 100 bis 150[2]). Weniger zahlreich sind sie in den Papillae foliatae vertreten und noch geringer ist ihre Anzahl in den Papillae fungiformes[3]). Nach der Anordnung der Papillen kommen die folgenden Stellen als Perzeptionsstellen für Geschmacksreize in Betracht: Spitze, Seitenteile und Grund der Zunge, Anteile des weichen Gaumens in individuell verschiedener Ausdehnung, die Epiglottis und Anteile des Inneren des Kehlkopfes, endlich, wie schon S. 461 erwähnt, Stellen des oberen Teiles des Pharynx.

Sehr eigenartig und in das ganze Bild der Innervation der einzelnen Geschmacksknospengebiete und zugleich die Beziehungen des Geschmackssinnesorganes zu bestimmten Rindengebieten und anderen Stellen des Zentralnervensystems verwischender Weise verlaufen die peripheren Geschmacksnervenbahnen[4]). Es ist kein bestimmter Nerv vorhanden, den man als Geschmacksnerven ansprechen könnte, vielmehr schließen sich jene Nervenbahnen, die Erregungen von den Geschmackssinneszellen übernehmen und zentralwärts leiten, verschiedenen Nerven an. Es sind beteiligt: der N. lingualis (Ast des N. trigeminus) und der N. glosso-

---

[1]) Vgl. u. a. *Ramon y Cajal:* Pequenas contribuciones al conoscimiento del sistema nervioso. Barcelona 1891. — *G. Retzius:* Biolog. Unters. N. F. **4**. 19 (1892). — *M. v. Lenhossék:* Anat. Anz. 8. 121 (1893). — [2]) Vgl. *J. Gräberg:* Anat. Hefte. **12**. 339 (1899). — [3]) Vgl. hierzu *H. Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **2**. 1 (1891); **11**. 245 (1901). — [4]) Vgl. über den Verlauf der Geschmacksfasern *Fr. Ziehl:* Virchows Archiv. **117**. 52 (1889). Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben.

pharyngeus und wahrscheinlich auch der N. vagus. In Abb. 240[1]) ist dargestellt, welche Anteile der Zunge den genannten Nerven Geschmacksnervenbahnen zuführen. Der N. lingualis bezieht die erwähnten Fasern aus dem Gebiet der Zungenspitze und des Zungenrandes, während jene, die von Geschmacksknospen des Zungengrundes und der Regio foliata herkommen, im N. glossopharyngeus weiterverlaufen. Vom Zungengrund sollen auch Geschmacksfasern in den N. vagus übergehen. Ihm schließen sich auch jene Geschmacksbahnen an, die von Geschmacksknospen des Kehldeckels und des Inneren des Kehlkopfes herkommen. Was die Einzelheiten des Verlaufes der Geschmacksfasern und ihre Beziehungen zu bestimmten Zentren anbetrifft, so herrscht hierüber, wie schon erwähnt, keine völlige Klarheit; infolgedessen findet sich auch keine einheitliche Auffassung. Soviel steht fest, daß der Kern des N. glossopharyngeus in der Medulla oblongata ein erstes Zentrum darstellt[2]). Ihm werden die Geschmacksfasern teils durch den genannten Nerven direkt, teils durch andere Bahnen indirekt zugeführt. Es kommen folgende Bahnen in Betracht: N. lingualis (ein Ast des N. mandibularis) → Chorda tympani → Ganglion geniculi des Fazialis; ferner N. lingualis → N. mandibularis → Ganglion Gasseri → Trigeminus[3]) [vgl. hierzu Abb. 241[4]), S. 476]. Erwähnt sei noch, daß vermutet wird, daß die Geschmacksknospen des Gaumens die Beziehungen zum erwähnten ersten Geschmackszentrum durch die folgende Bahn herstellen: Nervi palatini → Ganglion sphenopalatinum → N. petrosus superficialis major → Ganglion geniculi des Fazialis[5]). Die Vermittlung der Beziehung der indirekten Geschmacksfaserbahnen zum Glossopharyngeuskern übernimmt der N. intermedius[6]).

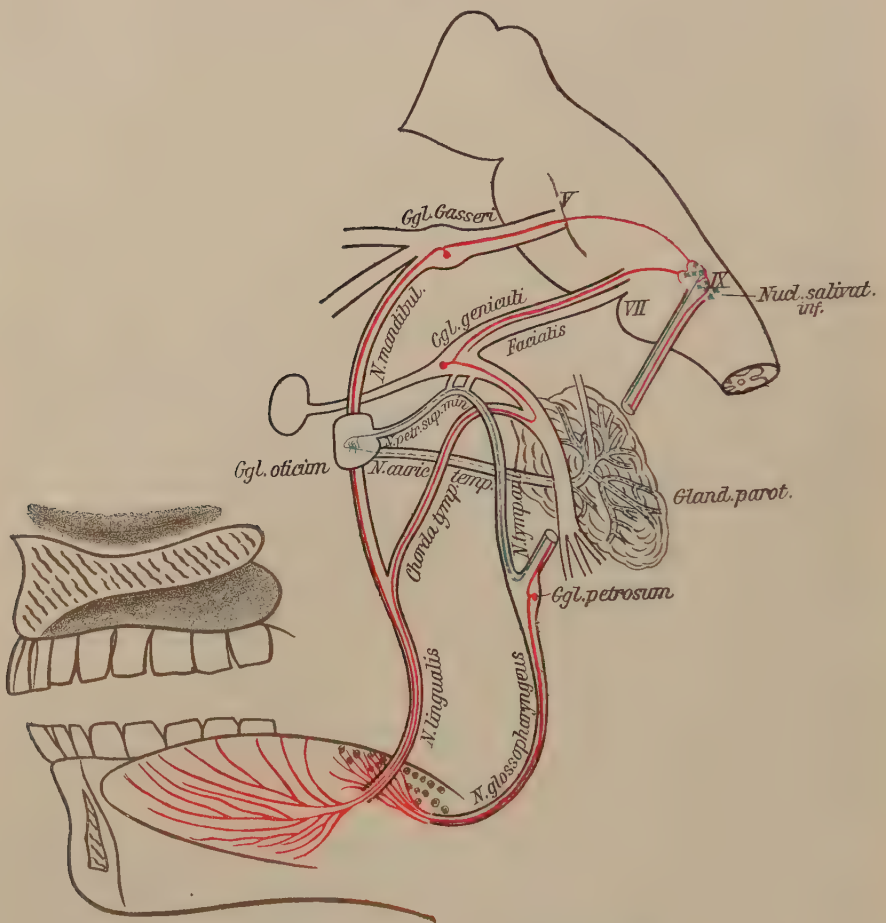
Leider können wir die Bahn der Geschmacksfasern nicht an Hand von experimentell durchgeführten Leitungsunterbrechungen und durch Feststellung der sich anschließenden Ausfallserscheinungen verfolgen. Der Tierversuch ergibt schon deshalb vielfach keine klaren Ergebnisse, weil es sehr schwer ist, einwandfrei Teilstörungen auf dem Gebiete des Geschmackssinnes festzustellen[7]). Dazu kommt, daß es nicht angängig ist, die bei der einen oder anderen Tierart erhaltenen Befunde zu verallgemeinern. Es stammen unsere wesentlichsten Anhaltspunkte über den Verlauf der peripheren Geschmacksbahnen (erstes Neuron) von Beobachtungen her, die bei operativen Eingriffen an Menschen gemacht worden sind. Es sind

---

[1]) Entnommen: *Zander:* Anatomischer Anzeiger. **14**. 131 (1898). — [2]) *Wallenberg:* Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **11**. 391 (1897). — Vgl. auch: *C. F. W. Roller:* Archiv für mikroskopische Anatomie. **19**. 240 (1881). — [3]) Vgl. hierzu: *M. Schiff: Moleschotts* Untersuchungen. **10**. 406 (1867). — *W. Erb:* Deutsches Archiv für klinische Medizin. **15**. 24 (1875). — *Bernhardt:* Arch. f. Psychiatr. **6**. 561 (1876). — *Ziehl: Virchows* Arch. **117**. 52 (1889). — *A. Schmidt:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **7**. 438 (1895). — *F. Krause:* Deutsche med. Wochenschr. **19**. 341 (1893); Münch. med. Wochenschr. **42**. 577 (1895). — [4]) Entnommen: *L. R. Müller:* Die Lebensnerven. 135. Julius Springer, Berlin 1924. — [5]) Vgl. hierzu *F. Dixon:* J. of. anat. and physiol. **33**. 47 (1899). — [6]) *Inzani* und *Lussana:* Gaz. méd. de Paris. 1864. — Vgl. auch *Köster:* Deutsches Arch. f. klin. Med. **68**. 343, 505 (1900). — [7]) Vgl. u. a. *W. Panizza:* Richerchi sperimentali sopra i nervi. Lettera al Prof. *M. Buffalini,* Pavia 1834. — *J. Müller:* Arch. f. Anat. u. Physiol., 1837; 166 (1848). — *Alcock:* Dublin j. of med. and chem. sc. Nov. 1836. — *M. Schiff: Moleschotts* Unters. **10**. 406 (1867). — Vgl. ferner *M. v. Vintschgau* und *J. Hönigschmied: Pflügers* Arch. **14**. 443 (1877). — *M. v. Vintschgau:* Ebenda. **23**. 1 (1880). — *W. Sandmeyer:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 269 (1895). — *S. Meyer:* Arch. f. mikrosk. Anat. **48**. 143 (1896). — *J. M. D. Olmsted:* J. of comp. neurol. **34**. 337 (1922)

insbesondere zwei Feststellungen, die als Leitpunkte für die Konstruktion der Geschmacksfaserbahnen gedient haben. Einmal verfügen wir über zahlreiche Beobachtungen, die beweisen, daß die Chorda tympani solche führt. Einmal stellte man Störungen nach Unterbrechung der Chordabahn fest[1]), und dann ergab die Reizung der Chorda tympani innerhalb

Abb. 241.



Rot = sensible Bahnen. Blau = kranial-autonome Bahnen.

der Paukenhöhle Auslösung von Geschmacksempfindungen[2]). Interessant ist, daß nie salziger Geschmack angegeben wird. Zumeist entsteht die

[1]) *J. L. Prévost:* Ann. de physiol. **5**. 253, 375 (1873). — *Viktor Urbantschitsch:* Beobachtungen über Anomalien des Geschmackes. Stuttgart 1876. — *Lussana:* Arch. de physiol. **4**. 150, 334 (1871/72). — *Wolf:* Z. f. Ohrenheilkde. **9**. 152 (1880). — *Schultze:* Ebenda. **15**. 67 (1875) — *Scheier:* Z. f. klin. Med. **28**. 441 (1895). — Vgl. weitere Literatur bei *L. v. Frankl-Hochwart:* Die nervösen Erkrankungen des Geschmackes und Geruches. 2. Aufl. Alfred Hölder, Wien u. Leipzig 1908. — [2]) *Duchenne:* A. génér. de méd. Paris. **24**. 385 (1850). — *S. Blau:* Berliner klin. Wochenschr. Nr. 45. 671 (1879).

Empfindung sauer, oder es wird metallischer Geschmack gemeldet. Vereinzelt sind auch die Empfindungen süß und bitter festgestellt worden. Weiterhin wurde gefunden, daß nach Exstirpation des Ganglion Gasseri Störungen in der Auslösung von Geschmacksempfindungen vom vorderen Teil der Zunge aus auftraten. Bald waren sie ganz aufgehoben, bald nur abgeschwächt[1]). Es scheint, daß der N. trigeminus in individuell recht verschiedener Weise an der Mitführung von Geschmacksnervenbahnen beteiligt ist.

Ganz und gar unklar ist die Lokalisierung des Geschmacksempfindungs- und Geschmackserinnerungszentrums in der Großhirnrinde. Zumeist wird der Gyrus hippocampi und insbesondere der hintere Abschnitt des Gyrus fornicatus als kortikales Schmeckzentrum angesprochen[2]). Aus der Beobachtung an einem Anenzephalus, der auf süße Flüssigkeiten mit Saugbewegungen und nach Einführung von bitteren, salzigen oder sauren Lösungen mit Abwehrbewegungen antwortete[3]), darf geschlossen werden, daß zwischen dem kortikalen Schmeckzentrum und dem Glossopharyngeuskern noch weitere Zentren eingeschaltet sind, d. h. die ganze „Schmeckbahn" besteht aus mehr als zwei Neuronen.

Nachdem wir nun, in allerdings recht lückenhafter Weise, die anatomischen Grundlagen der Beziehungen zwischen dem Geschmackssinnesepithel und dem zugehörigen Empfindungszentrum kennen gelernt haben, tauchen vor uns die gleichen Probleme auf, denen wir schon wiederholt bei der Betrachtung von Sinnesorganen begegnet sind. Wir fragen in allererster Linie nach dem Wesen des adäquaten Reizes. Dieses Problem hängt auf das engste mit jenem der Reizauslösung zusammen. Nach allen unseren Kenntnissen gehören zum Wesen der Schmeckstoffe bestimmte physikalische und chemische Eigenschaften. An erster Stelle steht die Löslichkeit, und zwar kommt unter normalen Verhältnissen nur diejenige in Wasser, bzw. in wässerigen Lösungen, in Frage. Es genügt, daß Spuren von Substanzen in Lösung gehen. In dieser müssen sie zu den Sinneszellen in die Geschmacksknospen gelangen. Sehr schwer zu entscheiden ist die Frage, ob nur Substanzen im nichtkolloiden Zustand für die Auslösung einer Geschmacksempfindung in Frage kommen oder aber auch solche im kolloiden, weil es ja kaum möglich ist, kolloide Teilchen in reinem Zustand an die Sinneszellen heranzubringen. Sie adsorbieren Stoffe der Lösung, in der sie sich befinden, und können dadurch Konzentrationsveränderungen usw. hervorrufen, die sekundär als Reiz wirken können. Nicht jeder in Wasser lösliche Stoff ist ein Schmeckstoff, vielmehr gehören zu dessen Wesen sicherlich noch andere Eigenschaften. Die Anzahl jener Stoffe, die eine Geschmacksempfindung auszulösen vermögen, ist außerordentlich groß. Ebenso, wie die chemische Forschung fortlaufend Verbindungen hervorbringt, die Riechstoffe sein können, vermögen viele der-

---

[1]) *F. Krause:* Münchener med. Wschr. Nr. 42 (1895); Die Neuralgie des Trigeminus. Leipzig 1896. — *Finney* und *Thomas:* John Hopkins Hospit. Bull. **4**. 91 (1893). — *Tiffany:* Ann. of surgery. **19**. 47 (1894). — [2]) Vgl. u. a. *r. Bechterew:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 145 (1900). — *E. S. Henschen:* Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. **45**. 121 (1919). — Vgl. weitere Literatur bei *Hans Henning:* Ergebnisse der Physiol. *(Asher-Spiro).* **19**. 1 (1921). — [3]) Vgl. *Sternberg:* Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **27**. 77 (1901). — Vgl. auch *Vaschide* und *Vurpas:* C. r. de l'acad. des sc. **132**. 641 (1901); **133**. 116 (1901). — *L. Edinger* und *B. Fischer: Pflüger*s Arch. **152**. 535 (1913).

artige Substanzen auch die Geschmackszellen in Erregung zu versetzen. Wir kennen Gase, wie z. B. die Kohlensäure, die eine Geschmacksempfindung auslösen; anderen, wie Sauerstoff, Stickstoff, ist das versagt.

Unter gewöhnlichen Verhältnissen vollzieht sich der Akt des Schmeckens während des Kauens und Einspeichelns von aufgenommener Speise. In besonderen Fällen kommt die Zufuhr von Flüssigkeiten in Betracht. Hier liegen die Verhältnisse einfach, indem wir Lösungen von bestimmten Stoffen vor uns haben, die in diesem Zustand ohne weiteres zu den Geschmackszellen vorzudringen vermögen. Ein längeres Verweilen von Flüssigkeiten in der Mundhöhle findet nur dann statt, wenn die Geschmacksempfindung geprüft werden soll. Im übrigen werden sie rasch verschluckt. Bei der Aufnahme von Nahrungsmitteln liegen die Verhältnisse viel komplizierter. Es erfolgt Einspeichelung des Bissens, während er zerkleinert wird. Es setzen Verdauungsvorgänge ein (Abbau von Polysacchariden bestimmter Art)[1]. Es kommt zur Bildung von löslichen Stoffen aus unlöslichen. Die Zunge wird fortwährend hin- und herbewegt. Sie kommt so mit ihren Papillen fortlaufend mit anderen Anteilen des Mundhöhleninhaltes in Berührung. Sie wird auch gegen den harten Gaumen und gegen die Alveolarfortsätze gedrückt. Dabei wird das Eindringen von Anteilen des Bissens, und zwar vornehmlich der gelösten, in die Geschmackspuren begünstigt. Eine Summe von Sinnesempfindungen klingt fortwährend zusammen! Neben Geschmacksempfindungen laufen Geruchsempfindungen, Temperatur- und Tastempfindungen einher, die zum Teil für sich auftreten, zum Teil zu mannigfachen gemischten Empfindungen verschmelzen.

Es ist die Frage aufgetreten, ob zur Auslösung von Geschmacksempfindungen Bewegungsvorgänge erforderlich sind. Es zeigte jedoch der direkte Versuch, daß auch bei ruhender Zunge solche stattfinden, jedoch erweisen sich bei verdünnten Lösungen von Schmeckstoffen Bewegungen als vorteilhaft, und insbesondere macht es Schwierigkeiten, Lösungen, die auf den Zungengrund aufgetragen werden, mit dem Geschmackssinnesorgan wahrzunehmen, wenn keine solchen ausgeführt werden. Es sind jedoch nicht etwa mechanische Reize, die bei der Auslösung von Geschmacksempfindungen vermittelnd eingreifen, vielmehr wird offenbar nur das Vordringen der Lösungen zu den Geschmackssinneszellen begünstigt.

Gegenüber dem Riechfeld haben wir bei einem großen Teil der an der Vermittlung der Geschmacksempfindungen beteiligten Sinneszellen den großen Vorteil, daß sie der direkten Beobachtung insofern zugänglich sind, als wir sie in Gestalt der Papillen gegen die Umgebung abgrenzen und ferner auf diese Lösungen direkt auftragen können. Nun zeigt zunächst die Erfahrung, daß, obwohl bei flüchtiger Betrachtung die Anzahl der Geschmacksempfindungsqualitäten unübersehbar groß zu sein scheint, bestimmte davon sich scharf herausheben. Es sind dies: süß, sauer, bitter und salzig[2]. Es ist nun von größtem Interesse, daß gezeigt werden konnte, daß sich die einzelnen Zungenpapillen in bezug auf die Auslösung bestimmter Qualitäten

[1]) Vgl. Physiologische Chemie I, Vorlesung 5. — [2]) Vgl. hierzu *M. v. Vintschgau: Pflügers* Arch. **20**. 225 (1879). — *Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **2**. 1 (1891); **11**. 256 (1901). — *F. Kiesow: Wundts* philos. Studien. **10**. 523 (1894); **12**. 255, 464 (1896). — *D. P. Hänig:* Ebenda. **17**. 576 (1901). — *J. Larguier des Bancels:* Le gout et l'odorat. Paris 1912.

der Geschmacksempfindung verschieden verhalten [1]). Die Versuche wurden in der Weise durchgeführt, daß Lösungen mit bestimmten Geschmacksqualitäten: für süß z. B. eine Zuckerlösung, für sauer z. B. Weinsäure, für bitter eine Lösung von Chinin und für salzig eine solche von Kochsalz, mit einem fein zugespitzten Pinsel auf bestimmte Papillen aufgetragen wurden. Die Versuchsperson gab dann bei Ausschluß der Beteiligung des Lichtsinnes an, was für Empfindungen sie hatte. Von 125 Papillen kam es bei 27 zu keiner Auslösung einer Geschmacksempfindung. Bei den übrigen 98 war ein Erfolg zu erzielen, und zwar bei 91 mit der Weinsäurelösung, bei 79 mit der Zuckerlösung und bei 71 mit der Chininlösung. Bei 67 Papillen waren Zucker- und Weinsäurelösung zugleich erfolgreich, bei 64 Zucker- und Chininlösung, und von 60 Papillen aus wurde sowohl mit Zucker- als mit Weinsäure- als auch mit Chininlösung eine entsprechende Geschmacksempfindung vermittelt. Nur 12 Papillen sprachen nur auf Weinsäurelösung und 3 einzig auf Zuckerlösung an. Für Chininlösung wurde keine Papille gefunden, die nur auf sie eingestellt gewesen wäre.

Diese Beobachtungen sind, wie folgt, ausgewertet worden. Die einzelnen Papillen enthalten Sinneszellen, die auf bestimmte Reize eingestellt sind. Es gibt solche, die ausschließlich Geschmacksknospen tragen, deren Sinneszellen nur die Empfindung sauer vermitteln, andere nur diejenige von süß. Im übrigen enthalten die Papillen Geschmackssinneszellen, die auf verschiedene Reizqualitäten eingestellt sind. Es ist an und für sich gleichgültig, ob man die Annahme macht, daß die einzelne Geschmacksknospe nur eine Art von Sinneszellen in sich birgt, und daher anzunehmen ist, daß diejenigen Papillen, von denen aus sich verschiedene Geschmacksempfindungen auslösen lassen, solche verschiedener Art aufweisen, oder aber, ob man sich vorstellt, daß ein und dieselbe Geschmacksknospe verschiedenartig eingestellte Sinnesepithelien enthält. Der Umstand, daß es Papillen gibt, die nur auf sauer oder süß eingestellte Geschmacksknospen besitzen, spricht mehr für die erstere Annahme.

Wie sind die gemachten Beobachtungen zu deuten? Offenbar so, daß im Empfindungszentrum bestimmte Stellen vorhanden sind, bei deren Erregung Vorgänge sich entwickeln, als deren Ausdruck eine bestimmte Geschmacksempfindungsqualität in Erscheinung tritt.

Es ist weiterhin von großem Interesse, daß die Auslösung der Empfindung bitter am ausgesprochendsten vom Zungengrund aus erfolgt, während die Zungenspitze insbesondere die Empfindung süß vermittelt [2]). Die Zungenränder wiederum lösen hauptsächlich die Empfindung sauer aus [3]). Es finden sich jedoch ganz offenbar nicht unerhebliche individuelle Unterschiede. Ferner ist bedeutungsvoll, daß ein und dieselbe Substanz von verschiedenen Stellen der Zunge aus eine ganz verschiedene Geschmacksempfindung vermitteln kann. So schmeckt Bromsaccharin, auf die Zungen-

---

[1]) *Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **2**. 1 (1891). — *Goldscheider* u. *Schmidt:* Zbl. f. Physiol. **4**. 10 (1890). — *Kiesow:* Arch. ital. de biol. **30**. 398 (1898). — [2]) Vgl. hierzu *J. H. F. Autenrieth:* Handbuch der empirischen menschlichen Physiol. **3** und letzter Teil. Tübingen 1802. — *Prévost:* Gazette méd. de Paris. **40**. (3) (1869). — *M. v. Vintschgau: Pflügers* Arch. **19**. 236 (1879); **20**. 225 (1879). — [3]) *D. P. Hänig: Wundts* philosoph. Studien. **17**. 576 (1901). — Vgl. auch *Horn:* Über den Geschmackssinn des Menschen. Heidelberg 1825. — *Picht:* De gustus et olfactus nexu. Berlin 1829.

basis gebracht, bitter und von der Zungenspitze aus süß; ferner erscheint eine 5%ige $MgSO_4$-Lösung von der gleichen Stelle aus schwach süß und anschließend sauer, vom Zungenrande aus sauer und zugleich bitter und vom Zungengrund aus rein bitter [1]).

Schließlich sprechen auch noch die folgenden Beobachtungen dafür, daß das Rindenzentrum für Geschmacksreize mit ganz bestimmten Empfindungsqualitäten antwortet. Kokain schaltet den bitteren Geschmack aus, während süß, sauer und salzig wahrgenommen werden [2]). Kaut man Blätter von Gymnema sylvestre [3]), oder bepinselt man die Zunge mit einer 2%igen Lösung von Natrium gymnemicum [4]), so wird unter Aufrechterhaltung des sauren und salzigen Geschmackes der süße und bittere aufgehoben.

Wir kommen somit zu dem Ergebnis, daß für die Auslösung einer bestimmten Geschmacksempfindung einerseits die den Reiz verursachende Substanz in Betracht kommt und außerdem die Sinneszelle. Für die Qualität der Empfindung ist ausschließlich die in Erregung versetzte Stelle des Rindenzentrums für Geschmacksempfindungen maßgebend. Wir haben bereits erwähnt, daß ein und dieselbe Substanz von verschiedenen Sinneszellen aus verschiedene Geschmacksempfindungen auslösen kann. Hierzu ist zu bemerken, daß sehr wohl die Möglichkeit besteht, daß jede Geschmackssinneszelle unter normalen Verhältnissen, d. h. wenn die gelösten Stoffe in größerer Verdünnung einwirken, nur auf einen bestimmten Reiz antwortet, während dann, wenn größere Konzentrationen von solchen zur Geltung kommen, auch ein in gewissem Sinne inadäquater Reiz Erfolg hat. Ferner ist es durchaus möglich, daß ein und dieselbe Verbindung Eigenschaften besitzt, die sie zur Erregung verschiedenartiger Geschmackssinneszellen geeignet macht, auch kann sie im Speichel entsprechende Veränderungen erleiden.

Wir kommen nunmehr zu der bedeutungsvollen Frage, ob sich zwischen der Qualität der Geschmacksempfindung und den chemischen und physikalischen Eigenschaften der sie auslösenden Stoffe bestimmte Beziehungen feststellen lassen. Wir wollen zunächst nur die oben erwähnten vier Qualitäten: süß, sauer, bitter und salzig betrachten. Greifen wir zunächst den einfachsten Fall heraus, nämlich die Empfindung sauer. Es unterliegt keinem Zweifel, daß hier das Wasserstoffion maßgebend ist [5]). Je höher seine Konzentration ist.

---

[1]) *L. E. Shore:* J. of physiol. **13**. 191 (1892). — Vgl. auch *Kiesow: Wundts* philos. Studien. **9**. 510 (1894). — *A. Rollett: Pflügers* Arch. **74**. 383 (1899). — *D. P. Hänig: Wundts* philos. Studien. **17**. 576 (1901). — [2]) *B. v. Anrep: Pflügers* Arch. **21**. **47** (1880). — *V. Aducco* und *M. Mosso:* Giorn. di accad. med. di Torino. **34**. 39 (1886). — *H. Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. 2. 1 (1890). — *L. E. Shore:* J. of physiol. **13**. 191 (1892). — *P. Ferrari:* Arch. ital. de biol. **42**. 411 (1905). — Über weitere, die Auslösung von Geschmacksempfindungen beeinflussende Mittel vgl. *Hans Henning* im Handbuch der biol. Arbeitsmethoden (herausgegeben von *Emil Abderhalden*). Abt. VI, Teil A. 726 ff. Urban & Schwarzenberg, Berlin u. Wien 1922. — [3]) *Hooper:* Nature. **35**. 565 (1887). — [4]) *L. E. Shore:* J. of physiol. **13**. 191 (1892). — [5]) Vgl. hierzu u. a. *J. H. Kastle:* Americ. chem. j. **20**. 466 (1898); J. physic. chem. **4** (1900). — *R. Höber* und *F. Kiesow:* Z. f. physikal. Chemie. **27**. 601 (1898). — *Th. W. Richards:* Americ. chem. j. **20**. 121 (1898); J. physic. chem. **4**. 207 (1900); Z. f. physikal. Chemie. **36**. 614 (1901). — *L. Kahlenberg:* Americ. chem. j. **20**. 120 (1898); J. physic. chem. **4**. 33, 533 (1900). — *Wilh. Ostwald:* Z. f. physikal. Chemie. **28**. 164 (1899). — *Th. Paul:* Ber. d. Deutschen

um so stärker sauer wird empfunden. Man darf jedoch diese Feststellung nicht ohne weiteres verallgemeinern. Zunächst darf nicht übersehen werden, daß wir nicht ohne weiteres annehmen dürfen, daß jene Wasserstoffionenkonzentration, die die angewandte Lösung der Säuren aufweist, nun auch für die Auslösung der Geschmacksempfindung in Frage kommt. Es sind zwei Fälle möglich. Einmal kann die Wasserstoffionenkonzentration ansteigen, und zwar dadurch, daß der Speichel die Lösung verdünnt. Es spricht vieles dafür, daß die Möglichkeit der Nachlieferung von H-Ionen für die Stärke der Empfindung sauer besonders bedeutungsvoll ist. Eine solche setzt das Vorhandensein von Molekülen voraus, die nach eintretender Verdünnung der Lösung oder Bindung von vorhandenen Wasserstoffionen dissoziieren[1]). Die Wasserstoffionenkonzentration kann aber auch erniedrigt werden, und zwar indem die Speichelflüssigkeit ihre Pufferwirkung entfaltet. Insbesondere ihr Gehalt an Eiweiß und $NaHCO_3$ wirkt in diesem Sinne. Es muß jedoch über diese Möglichkeiten hinaus noch einen weiteren Faktor geben, der die für schwache Säuren zu intensive Sauerempfindung erklärt[2]). Vielleicht spielt die Diffusionsgeschwindigkeit des Anions dabei eine Rolle[3]). Wir haben es ferner bei den verschiedenartigen Säuren nicht nur mit dem Wasserstoffion zu tun, vielmehr sind in manchen Fällen noch die Moleküle und auf alle Fälle Anion und Kation zusammen zu berücksichtigen. Es sind durch deren Anwesenheit in der Lösung Modifikationen möglich, wodurch neben der Auslösung des sauren Geschmackes noch andere Qualitäten in Erscheinung treten können. So könnte z. B. durch Beeinflussung der Zellgrenzschichten der Sinneszellen deren Permeabilität für H-Ionen verändert sein und dergl. mehr. Auch an einen Einfluß auf den lokalen Blutkreislauf wird man denken müssen[4]). Die mehr oder weniger gute Durchblutung der in Frage kommenden Gewebsanteile könnte Bedingungen schaffen, die vielleicht für die Reizauslösung von Bedeutung sind. Vor allem können auch noch andersartige Empfindungen hinzukommen und das Hervortreten der reinen Geschmacksempfindung verhindern. Vor allen Dingen kommen vom Tast- und Schmerzsinn ausgelöste Empfindungen in Betracht. Wir pflegen die von Säuren hervorgerufenen Sensationen verschieden zu bezeichnen und bringen schon dadurch zum Ausdruck, daß sie verschiedenartig sind. Wir empfinden z. B. eine gewisse „Schärfe", oder wir haben die Empfindung des Prickelns. Die erstere Empfindung kann in Stechen und Brennen übergehen. Wir bemerken ferner bei manchen Substanzen eine eigenartige Empfindung, die als adstringierend bezeichnet wird. Namentlich gewisse Säuren rufen sie in allerdings sehr verschiedenem Ausmaße hervor. Außer den genannten Sinnen kann nun auch noch der Kälte- und Wärmesinn beteiligt sein. Kommt endlich noch eine Geruchsempfindung hinzu, dann entsteht ein Empfindungskomplex, der sich nicht entwirren läßt. Wir be-

chem. Gesellsch. **49**. 2124 (1916); Z. f. Elektrochemie. Nr. 21/22 (1922). — *C. Th. Becker* und *R. O. Herzog:* Z. für physikal. Chemie. **52**. 496 (1907). — *Wo. Ostwald* und *A. Kuhn:* Kolloid-Z. **29**. 266 (1921). — [1]) Vgl. *A. A. Noyes:* Americ. physic. chem. **36**. 613 (1901). — *E. Bacharach:* Z. f. Biol. **84**. 335 (1926). — [2]) Vgl. hierzu *Th. Paul:* Z. f. Elektrochemie u. physikal. Chemie. **88**. H. 21/22 (1922). — *W. W. Schellworth:* Z. f. Biol. **76**. 121 (1922). — *G. Liljestrand:* Arch. néerl. de physiol. **7**. 532 (1922). — *E. Bacharach:* Z. f. Biol. **84**. 335 (1926). — [3]) Vgl. hierzu *H. Rosenbaum: Pflügers* Arch. **208**. 730 (1925). — [4]) Vgl. hierzu *E. v. Skramlik:* Z. f. d. ges. experim. Med. **12**. 50 (1921).

tonen diese Schwierigkeiten deshalb so sehr, weil dann verständlich wird, weshalb die in der Literatur vorhandenen Schilderungen über den Geschmack der einzelnen Verbindungen nicht so selten weit auseinander gehen. Oftmals spielen sicher Verunreinigungen eine Rolle, zumeist dürften jedoch die ganz verschiedenen Bedingungen, unter denen die Geschmacksprüfungen vorgenommen werden, maßgebend sein. Schon die Konzentration der Lösung einer Verbindung kann für eine bestimmte Geschmacksqualität ausschlaggebend sein. Eine Säure bewirkt z. B. in höherer Konzentration unter Umständen nur Schmerz. Er übertönt alles und bewirkt, daß die Lösung rasch aus der Mundhöhle entfernt wird. Verdünnen wir sie, dann bemerken wir noch eine gewisse Schärfe. Bei noch weiterer Verdünnung macht sich die Geschmacksempfindung sauer immer reiner geltend. Wollen wir eine Säure im Geschmack mit einer anderen vergleichen, die zugleich eine Geruchsempfindung auslöst, dann kann das Ergebnis des Versuches ganz erheblich gestört sein. Wählen wir z. B. Schwefelsäure und Buttersäure. Der Geruch der letzteren stört den Vergleich. Sobald wir die Nase zuhalten, gelingt er. Jeder der Erfahrung auf dem Gebiete der Feststellung von Geschmacksqualitäten von im chemischen Laboratorium gewonnenen Verbindungen hat, weiß, wie unzuverlässig häufig die Angaben über solche sind. Das oben angeführte Beispiel (Bromsaccharin, S. 479) gibt eine weitere Erklärung hierfür. Die eine Person bringt die zu prüfende Substanz nur auf die Zungenspitze, die andere läßt sie auch auf den Zungengrund einwirken.

Gehen wir nunmehr zur Frage über, ob sich für die Geschmacksempfindung salzig bestimmte Beziehungen zu den physikalischen und chemischen Eigenschaften der sie auslösenden Substanzen ergeben. Wir befinden uns hier insofern in einer etwas schwierigen Lage, als nur dem Kochsalz ein rein salziger Geschmack zuerkannt wird[1]). Alle anderen Salze zeigen sog. Mischgeschmäcke. Auf diese kommen wir noch zurück. Erwähnt sei, daß Studien über den Geschmack von Salzen es sehr wahrscheinlich gemacht haben, daß vornehmlich die Anionen wirksam sind, doch dürfte das Kation an ihrer Auslösung nicht ganz unbeteiligt sein. Dazu kommt in manchen Fällen noch der Einfluß des undissoziierten Moleküls.

Betrachten wir Verbindungen, die die Geschmacksempfindung bitter auslösen, dann erkennen wir auf der einen Seite Gruppen von Verbindungen, die verwandte Strukturen zeigen; daneben stoßen wir jedoch auch auf solche, die in dieser Hinsicht keine Beziehungen zu einander aufweisen. Einen rein bitteren Geschmack zeigen z. B. Strychnin, Chinin, Morphin und Pikrinsäure.

Besonders eingehend ist die Frage geprüft worden, ob für die Auslösung der Geschmacksempfindung süß bestimmte Atomgruppierungen verantwortlich gemacht werden können. Man hat von einer glukophoren Gruppe[2]) gesprochen und will damit zum Ausdruck bringen, daß gewisse Strukturen maßgebend für die Auslösung der Empfindung süß sind. Ein Blick auf die große Zahl von Verbindungen, die süß schmecken, zeigt

---

[1]) *Emil v. Skramlik:* Z. f. Sinnesphysiol. **53**. 219 (1922). — [2]) Vgl. hierzu *Ernest Oerthy* und *R. G. Myers:* J. americ. chem. soc. **41**. 855 (1919).

jedoch ohne weiteres, daß die Verhältnisse nicht so einfach liegen können. Zunächst sei hervorgehoben, daß Laugen in verdünnten Lösungen süß, jedoch nicht rein süß, vielmehr bittersüß schmecken. Da gezeigt werden konnte, daß der Schwellenwert bei allen Laugen bei der gleichen Hydroxylionenkonzentration liegt, so ist angenommen worden, daß das OH-Ion für die Auslösung der Geschmacksempfindung süß maßgebend sei. Bei den übrigen Verbindungen, die süß schmecken, finden wir auf der einen Seite manche Verwandtschaft in bestimmten Atomgruppen, auf der anderen jedoch auch wiederum große Unterschiede[1]). So schmecken z. B. Chloroform, einige Aminosäuren, Glyzerin, Zuckerarten, Nitrobenzol, Resorzin, Phlorogluzin, Saccharin und Dulzin süß. Süß schmecken auch Bleizucker, Berylliumsalze. Sehr interessant ist, daß stereoisomere Verbindungen einen ganz verschiedenen Geschmack aufweisen können. So schmeckt z. B. d-Asparagin süß, während l-Asparagin geschmacklos ist[2]). l-Leuzin schmeckt schwach bitter, d-Leuzin süß[3]). Es lassen sich aus der Reihe der Aminosäuren noch mehrere Beispiele dieser Art anführen. Es dürfte bei optisch-aktiven Verbindungen eine bestimmte Anordnung der Atome im Raume eine Bedeutung haben. Es offenbaren sich vielleicht in diesen Befunden Beziehungen, welche die die Geschmacksempfindung auslösenden Stoffe zu bestimmten Bestandteilen der Geschmackssinneszellen haben müssen, um eine Wirkung entfalten zu können. Vielleicht liegen auch spezifische Adsorptionsvorgänge vor. Man wird diese interessanten Beobachtungen nicht aus dem Auge verlieren dürfen[4])!

Es sind noch andere Gesichtspunkte, wie die Stellung der Elemente im periodischen System (für Salze)[5]) die Diffusionsgeschwindigkeit[6]) usw. für die Erklärung der Auslösung bestimmter Geschmacksqualitäten in Betracht gezogen worden.

Wir müssen nun hier anfügen, daß den genannten vier Geschmacksempfindungen von manchen Autoren weitere an die Seite gestellt werden, und zwar die metallische und der Laugengeschmack. Die Meinungen über die Berechtigung neben den vier oben erwähnten „reinen" Geschmacksqualitäten noch andere als solche zu bezeichnen, sind geteilt. In der Tat erscheinen uns nur der süße, saure, bittere und salzige Geschmack als etwas Einheitliches. Interessant ist, daß Kinder zumeist nur drei der genannten Geschmacksqualitäten unterscheiden, und zwar bezeichnen sie den Geschmack von Kochsalz als sauer. Der sog. metallische Geschmack be-

---

[1]) Vgl. auch über Beziehungen zwischen chemischer Konstitution und Pfeffergeschmack: *E. Ott* und *K. Zimmermann: Liebigs* Ann. der Chemie. **425**. 314 (1921). — [2]) *A. Piutti:* Ber. d. Deutschen chemischen Gesellsch. **19**. 1693 (1886). — [3]) Vgl. hierzu Physiol. Chemie. II. 247. — [4]) Es ist nicht möglich an dieser Stelle der umfangreichen Literatur jenes Forschungsgebietes gerecht zu werden, das sich zur Aufgabe gemacht hat, Beziehungen zwischen der Konstitution der bestimmte Geschmacksqualitäten auslösenden Verbindungen und diesen aufzufinden. Es sei auf das Werk von *Georg Cohn:* Die organischen Geschmacksstoffe, Franz Siemenroth, Berlin 1914, verwiesen. Vgl. auch *G. Cohn:* Geschmack und Konstitution bei organischen Verbindungen. Stuttgart 1915. — *Marchand:* Le gout. Paris 1903. — *W. Sternberg:* Geschmack und Geruch. J. Springer, Berlin 1906. — Vgl. weiterhin *O. J. Magidson* und *S. W. Gorbatschow:* Ber. d. Deutschen chem. Gesellsch. **56**. 1810 (1923). — *K. Täufel* und *C. Wagner:* Ebenda. **58**. 909 (1925). — *K. Täufel:* Biochem. Z. **165**. 96 (1925). — [5]) *J. B. Hayeraft:* Brain. **10**. 145 (1887/88); vgl. auch *A. Herlitzka:* Arch. di fisiol. **5**. 217 (1908). — [6]) *A. A. Noyes:* Z. f. physikal. Chem. **36**. 614 (1901). — *C. Th. Becker* und *R. O. Herzog:* Z. f. physiol. Chemie. **52**. 496 (1907).

ruht wahrscheinlich auf einer Geruchsempfindung[1]). Für den laugenhaften Geschmack wird das auch angenommen[2]). Laugen bewirken Veränderungen von Epithelien und von Substanzen, die in der Mundflüssigkeit enthalten sind. Dabei entstehen Produkte, die auf die Riechzellen einwirken. Wahrscheinlich liegen die Verhältnisse noch mannigfaltiger, indem beim metallischen und auch beim laugenhaften Geschmack der Tastsinn und beim letzteren bei ausreichender Konzentration der Lauge auch noch der Schmerzsinn mitwirkt. Auf alle Fälle liegt kein Grund vor, den vier grundlegenden „reinen" Geschmacksqualitäten noch andere hinzuzufügen.

Von großem Interesse ist, daß es nicht gelingt, durch inadäquate Reize, wie mechanische, thermische usw. Reize, Geschmacksempfindungen auszulösen[3]). Eine Ausnahme scheint auf den ersten Augenblick der elektrische Reiz zu machen. Man hat von einem elektrischen Geschmack gesprochen. Daß der galvanische Strom beim Durchströmen der Zungengegend Geschmacksempfindungen auslöst, ist schon sehr lange bekannt [*Sulzer* 1752[4]), *Volta* 1792[5])], jedoch ist erst in neuerer Zeit erkannt worden, worauf sie zurückzuführen sind. Es sind zwei Möglichkeiten gegeben. Der elektrische Strom wirkt als inadäquater Reiz, oder aber er bewirkt durch Elektrolyse Bedingungen, die ihrerseits das auslösende Moment für die Geschmacksempfindung abgeben. Die Betrachtung der ganzen bei der Durchströmung der Zunge erhobenen Befunde lassen es als im höchsten Maße unwahrscheinlich erscheinen, daß die erstere Annahme zutrifft. Einmal beobachten wir während der ganzen Dauer der Einwirkung des galvanischen Stromes Geschmacksempfindungen. Dazu ist zu bemerken, daß, wie wir noch eingehender erfahren werden, der galvanische Strom als solcher keine Reizwirkungen zeigt, vielmehr ergeben sich solche nur bei Änderungen in seiner Intensität. Ferner ist bedeutungsvoll, daß Wechselströme unwirksam sind, d. h. sie bringen keine Geschmacksempfindungen hervor[6]).

Betrachten wir nun die Qualität der durch den galvanischen Strom ausgelösten Geschmacksempfindungen. Hierzu ist zu bemerken, daß die Versuchsperson die eine Elektrode mit der Hand erfaßt, während die andere auf die Zunge aufgesetzt wird. Zur Verwendung kommen unpolarisierbare Elektroden. Befindet sich die Anode auf der Zunge, dann wird beim Schließen des Stromes eine saure Empfindung wahrgenommen. Beim Öffnen fehlt jede Geschmacksempfindung. Erwähnt sei noch, daß selbstverständlich auch Tastempfindung vorhanden ist. Dazu kommt bei stärkeren Strömen noch Schmerzempfindung in Gestalt von Brennen. Durch

---

[1]) *A. Herlitzka:* Arch. d. fisiol. 5. 217 (1908). — [2]) *M. v. Frey: Pflüger*s Arch. **136**. 276 (1910). — [3]) Vgl. hierzu u. a. *J. Müller:* Handbuch der Physiol. des Menschen. 2. Coblenz 1837. — *G. Valentin:* Lehrb. d. Physiol. d. Menschen. 2. Braunschweig 1848. — [4]) *M. Sulzer:* Recherches sur l'origine des sentim. agréables et desagréables. 3. partie. Des plaisirs des sens. Histoire de l'acad. des sc. et belles lettres de Berlin (1752). 356 1754. — [5]) Collezione dell' opere del cavaliere conte *Alessandro Volta* **2**. (2). Florenz 1816. — Vgl. auch *F. A. Humboldt:* Versuche über die gereizten Muskel- und Nervenfasern nebst Vermutungen über den chemischen Prozeß des Lebens in der Tier- und Pflanzenwelt. **1**. Posen-Berlin 1797. — Weitere Literatur siehe bei *M. v. Vintschgau: Pflüger*s Arch. **20**. 81 (1879). — [6]) Vgl. zu diesem Problem *E. v. Skramlik* im Handbuch der Hals-, Nasen- u. Ohrenheilkde. **1**. l. c. 512. — Vgl. auch *M. v. Vintschgau: Pflüger*s Arch. **20**. 81, 225 (1879). — *L. Hermann: Pflüger*s Arch. **49**. 519 (1891). — *F. B. Hofmann* und *R. Bunzel: Pflüger*s Arch. **66**. 215 (1897). — *R. v. Zeynek:* Zbl. f. Physiol. **12**. 617 (1898).

die letztere Beiempfindung kann die Geschmacksempfindung mehr oder weniger überlagert werden. Bringt man die Kathode auf der Zunge an, dann ergibt die Schließung des Stromes zunächst ein schwaches Brennen, dann folgt ein schwach bitterer Geschmack. Beim Öffnen des Stromes beobachtet man einen leicht säuerlichen Geschmack. Er wird auch als metallisch bezeichnet. Liegt die Kathode auf dem Zungengrund, dann treten die Beiempfindungen zurück, außerdem wird beim Öffnen des Stromes süß wahrgenommen. Daß in der Tat bei der zuletzt genannten Versuchsanordnung bei der Schließung des Stromes ein bitterer und im zuletzt erwähnten Falle bei der Öffnung ein süßer Geschmack zur Wahrnehmung gelangt, konnte dadurch bewiesen werden, daß die betreffenden Empfindungen bei Anwendung von Kokain bzw. von Gymnemasäure (vgl. hierzu S. 480) ausbleiben.

Was geschieht nun, wenn der galvanische Strom die Zunge passiert? Es wird ohne Zweifel zu einer Beeinflussung der Gewebsflüssigkeit und der die Zunge bedeckenden Flüssigkeit (in der Hauptsache Speichel) kommen. Die Folge wird sein, daß in den Salzlösungen an der Anode sauer und an der Kathode alkalisch reagierende Produkte zur Abscheidung kommen. Damit steht im Einklang, daß dann, wenn sich die Anode auf der Zunge befindet, bei der Schließung des Stromes die Empfindung sauer auftritt. Wird die Kathode auf sie aufgesetzt, dann haben wir die Empfindung bitter bzw. süß. Beide Empfindungen stehen in Einklang mit jener Geschmacksempfindung, die von Alkalien hervorgerufen wird. Die ganzen Verhältnisse dürften noch dadurch kompliziert sein, daß die Wanderung der in Frage kommenden Ionen und vor allem ihre Abscheidung zu sekundären Veränderungen in der Lösung, der sie angehören, führt. Es ergeben sich Konzentrationsänderungen, und da das ganze Milieu von grundlegender Bedeutung für die Zustandsformen aller in Zellen und Körperflüssigkeiten enthaltenen Teilchen ist, so ist verständlich, daß die einzelnen Geschmacksqualitäten nicht rein hervortreten, vielmehr ein Mischgeschmack entstehen kann.

Unter natürlichen Verhältnissen haben wir es in der Regel nicht mit einzelnen Schmeckstoffen zu tun, vielmehr wirken mehrere zugleich in den verschiedensten Kombinationen auf die Geschmackszellen ein. Dieser Umstand führt zur Frage, ob wir imstande sind, die einzelne Geschmacksqualität zu unterscheiden, und ferner interessiert uns die Frage, ob bei gleichzeitiger Einwirkung verschieden schmeckender Substanzen neue Geschmacksempfindungen auftreten. Wir stehen hier vor genau den gleichen Problemen, wie beim Geruchssinn (vgl. S. 467). Wir erinnern uns ferner des Umstandes, daß wir einen Klang als solchen empfinden, jedoch auch imstande sind, ihn in seine Teiltöne zu zerlegen, wobei sich allerdings je nach der Art des ersteren mehr oder weniger große Schwierigkeiten ergeben. Es sei gleich vorweg genommen, daß wir beim Geschmackssinn ähnliche Verhältnisse vor uns haben. Wir können bei gleichzeitiger Einwirkung von mehreren, verschieden schmeckenden Substanzen unter Umständen die Teilkomponenten herausschmecken, es kommt aber ohne jeden Zweifel auch zu Empfindungskomplexen, die nicht entwirrbar sind, und die als Empfindungsqualität etwas Neues bedeuten.

Will man Versuche über die erwähnten Fragestellungen anstellen, dann geht man so vor, daß man einen bestimmten Schmeckstoff auf

Papillen einwirken läßt und dann in steigendem Maße eine weitere Substanz mit anderem Geschmack zur Einwirkung bringt und beobachtet, wann beide Geschmacksqualitäten unterschieden werden und wann nicht. So läßt sich zeigen, daß bei Auslösung der Empfindung bitter kleine Mengen von Kochsalz nicht imstande sind, sich Geltung zu verschaffen, auch dann nicht, wenn sie, für sich allein angewandt, die Empfindung salzig auslösen würden. Wird die Menge des Salzes gesteigert, dann kommt ein Moment, in dem neben der Empfindung bitter auch diejenige von salzig zur Wahrnehmung gelangt.

Die praktische Erfahrung zeigt, daß Verschmelzungen von Geschmacksqualitäten im täglichen Leben eine sehr große Rolle spielen. Besonders leicht „verschmelzen" salzig-sauer, salzig-süß und sauer-süß, weniger leicht bitter-süß (durchgeführt bei der Schokolade: Kakao schmeckt bitter, dazu kommt Zucker). Sehr schwer oder gar nicht verschmolzen werden bitter und salzig und bitter und sauer.

Eine weitere Erscheinung, die uns an eine entsprechende, beim Geruchssinn erörterte erinnert, ist diejenige der sogenannten Kompensation (vgl. hierzu S. 466). Zunächst ist zu erwähnen, daß es für bitter eine solche nicht gibt. Im übrigen beobachtet man, daß in der Tat zwei verschiedene Geschmacksqualitäten zu einer Geschmacksempfindung führen können, die mit keiner von ihnen übereinstimmt. Zu einer vollkommenen Auslöschung der einen Empfindung kommt es dabei nicht, vielmehr entsteht etwas Neues. Man hat von einem faden Geschmack gesprochen.

Ganz neue und vielversprechende Ausblicke auf das Problem des Wesens der Auslösung bestimmter Geschmacksempfindungen eröffnen Forschungen der folgenden Art. Wir haben schon S. 482 darauf hingewiesen, daß nur Kochsalz die Geschmacksempfindung salzig in reiner Form auslöst. Alle übrigen Salze bewirken daneben noch andere Empfindungen. So schmeckt z. B. Magnesiumchlorid in der Hauptsache bitter, Berylliumsalze zeigen süßen Geschmack. NH_4Cl schmeckt salzig-sauer-, $MgCl_2$ salzig-bitter und $NaHCO_3$ salzig-süß, K_2SO_4 sauer-bitter. *E. v. Skramlik*[1]) hat sich nun die Frage vorgelegt, ob es möglich sei, den Charakter von solchen Mischgeschmacksempfindungen durch Synthese nachzuahmen, d. h. er versuchte den einem Salze (oder überhaupt einer einheitlichen Substanz) eigenen Mischgeschmack dadurch nachzuahmen, daß er Vertreter von Stoffen, die eine der vier Grundgeschmacksqualitäten besitzen, in bestimmten Mengenverhältnissen mischte. Der Versuch ergab einen vollen Erfolg. Sehr interessant ist, daß für jedes Individuum das zur Hervorbringung eines bestimmten Mischgeschmackes erforderliche Mischungsverhältnis der Qualitäten süß, sauer, bitter und salzig ein bestimmtes ist, d. h. es finden sich ganz erhebliche individuelle Unterschiede. *E. v. Skramlik* hat sogenannte Mischungsgleichungen aufgestellt. Es sei ein Beispiel angeführt: Es zeigte z. B. eine Versuchsperson die Geschmacks-Mischungsgleichung 0·374 m NH_4Cl *gg* [1·71 m NaCl + 0·000595 m W.]. Diese Gleichung bedeutet, daß eine 0·374 m NH_4Cl-Lösung geschmacksgleich mit einer solchen ist, die 1·71 m NaCl + 0·000595 m Weinsäure enthält.

Die folgenden Beispiele lassen die großen individuellen Unterschiede erkennen. Bei allen Versuchspersonen wurde versucht, 0·374 m NH_4Cl

[1]) *E. v. Skramlik*: Z. f. Sinnesphysiologie. **53**. 36, 219 (1922).

durch ein bestimmtes Mischungsverhältnis von NaCl, Chinin und Weinsäure geschmacksgleich *(gg)* zu machen. Jenes Verhältnis, bei dem die Versuchsperson Geschmacksgleichheit erklärte, ist in der folgenden Übersicht enthalten.

Versuchsperson	NaCl-Lösung	Chininlösung	Traubenzuckerlösung	Weinsäurelösung
1	1·71 m	—	—	0·000595 m
2	0·61 „	0·000032 m	—	0·00595 „
3	1·37 „	—	—	0·80178 „
4	0·957 „	0·0002 „	—	0·00475 „
5	1·2 „	0·00019 „	—	0·0039 „
6	1·71 „	0·00039 „	—	—
7	0·683 „	0·00016 „	—	0·00178 „
8	1·02 „	0·00016 „	—	0·00356 „
9	1·37 „	0·00016 „	—	0·00715 „
10	0·855 „	0·000063 „	—	0·00957 „

An Hand der Geschmacksgleichungen kann man für jedes einzelne Salz den Grad des salzigen Charakters bestimmen, indem man die m-NaCl-Lösung durch die ihr gleich schmeckende Lösung des anorganischen Salzes teilt, wobei die äquimolekulare Lösung als Einheit genommen wird. Jedes Individuum zeigt bei den einzelnen Salzen Verschiedenheiten. Am salzigsten schmecken die Ammonsalze, am wenigsten in der Regel die Lithiumsalze. NaJ, KJ und LiJ besitzen einen besonders bitteren Geschmack, während $NH_4\ NO_3$ und $(NH_4)_2\ SO_4$ besonders stark sauer schmecken.

Besonders interessante Erscheinungen, die zugleich dartun, wie kompliziert die Verhältnisse liegen, sind solche der folgenden Art. Magnesiumsulfat bewirkt zunächst einen bitteren Geschmack. Nach einiger Zeit erfolgt Süßempfindung. Auch in diesem Falle glückte es mittels einer Mischung von Chinin und Traubenzucker die Erscheinung der zeitlich verschieden auftretenden Geschmacksempfindungen nachzuahmen. Wird das Magnesiumsulfat bevor es in die Mundhöhle gebracht wird, mit Speichel vermischt, dann tritt sofort die Süßempfindung auf. Der Umschlag der anfänglichen Empfindung bitter in süß bei der Einführung einer wässerigen Lösung in den Mund hängt somit mit noch unbekannten Reaktionen zusammen, die sich in der Speichelflüssigkeit vollziehen.

Bei der Auslösung von gemischten Geschmacksempfindungen, die übrigens vielfach erst nach einiger Übung sich ausreichend analysieren lassen, wird man an die Möglichkeit zu denken haben, daß Ionenwirkungen vorliegen [1]). In der Tat lassen sich bei bestimmten Ionen bestimmte Geschmacksqualitäten nachweisen, jedoch liegen die Verhältnisse nicht so, daß man den Mischgeschmack eines Salzes einfach auf das Zusammenklingen der von Anion und Kation ausgelösten Einzelempfindung zurückführen kann.

Fragen wir uns nun, ob es ähnlich, wie beim Licht- und Schallsinn, eine Theorie gibt, die imstande ist, die bei den Geschmacksempfindungen auftretenden Erscheinungen von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus

[1]) Vgl. *A. Herlitzka:* Arch. di fisiol. **5**. 217 (1908); **7**. 557 (1909). — Vgl. auch *L. Kahlenberg:* Bull. of the univ. of Wiskonsin. **2**. Nr. 25 (1898).

zu erfassen [1]). Wir müssen das leider verneinen. Wohl hat man sich bemüht, den Vorgang im Sinnesepithel zu ergründen, jedoch ist man aus nahe liegenden Gründen über Vermutungen nicht hinausgekommen. Wir befinden uns in der gleichen Lage, wie beim Geruchssinn. Es spricht vieles dafür, daß der den Geschmacksreiz bedingende Stoff in eine bestimmte Beziehung zu Anteilen der Geschmackszellen tritt. Welcher Art diese ist, entzieht sich unserer Kenntnis. Es ist möglich, daß Adsorptionsvorgänge eine Rolle spielen. Es ist ferner an die Auslösung von Potentialunterschieden gedacht worden [2]), und zwar durch das Einwandern von Elektrolyten bzw. ihrer Ionen in die Sinneszellen. Dabei könnten Unterschiede in der Wanderungsgeschwindigkeit des Anions und Kations von Bedeutung sein. Es ist ferner daran gedacht worden, daß der fade und auch der bittere Geschmack dadurch verursacht sein könnten, daß keine Potentialdifferenz vorhanden ist.

Die Entwicklung einer Theorie des Schmeckens, die alle Erscheinungen auf dem Gebiete der Geschmacksempfindungen einheitlich umfaßt, erscheint dadurch ganz wesentlich erleichtert, daß wir es mit nur vier Grundgeschmacksqualitäten zu tun haben. Der Umstand, daß es geglückt ist, Mischgeschmäcke in ihre Anteile zu zerlegen und durch Zusammenklingenlassen der Komponenten hervorzubringen, ist in ganz besonders hohem Maße geeignet, Hoffnungen auf die Möglichkeit eines tieferen Einblickes in jene Vorgänge zu erhalten, die der Auslösung bestimmter Geschmacksempfindungen zugrunde liegen. Was wir anstreben müssen, das ist, das die Empfindung auslösende Moment klar zu legen. Wäre uns das Wesen des Lichtes und des Schalles unbekannt, dann befänden wir uns beim Licht- und Schallsinn in der gleichen Lage, wie beim Geruchs- und Geschmackssinn. Es entspricht durchaus nicht dem Stande unseres Wissens, wenn kurzer Hand erklärt wird, daß chemische Reize es sind, die für die Riech- und Geschmackszellen in Betracht kommen. Es sind so viele Möglichkeiten der Einwirkung der Riech- und Schmeckstoffe gegeben, daß wir sie zur Zeit alle im Auge behalten müssen. Der springende Punkt ist ohne Zweifel, herauszubekommen, was für energetische Vorgänge auf die Sinneszellen einwirken, und in welche Energieform die den Reiz darstellende Energie in jenen Zellen übergeführt wird.

Große Schwierigkeiten bereitet einer einheitlichen Auffassung des Zustandekommens bestimmter Geschmacksempfindungen einerseits der Umstand, daß Verbindungen ganz verschiedener Struktur dieselbe Geschmacksqualität besitzen, und andererseits die Beobachtung, daß, wie S. 486 erörtert, individuelle Ungleichheiten in den Geschmacksgleichungen vorhanden sind. Sie sind ohne Zweifel zentral bedingt. Es wäre nun denkbar, daß ebenso, wie das beim Geruchssinn der Fall ist, beide Zungenhälften in beiden Großhirnhemisphären eine Vertretung besitzen, sei es, daß zentrale Geschmacksfaserbahnen teilweise gekreuzt verlaufen, sei es, daß Kommissurenbahnen die beiden kortikalen Zentren in Beziehung zueinander bringen. Hierin könnten nun individuelle Unterschiede vorhanden sein, wodurch bewirkt würde, daß eine Summe von verschiedenen Reizen nicht immer das gleiche Endergebnis in Gestalt einer bestimmten Empfindung hat. Die eine oder andere Empfindung bedarf zum Ausgleich einer Ver-

[1]) Vgl. hierzu auch *P. Lasareff: Pflüger*s Arch. **194**. 293 (1922). — [2]) Vgl. hierzu *J. Renqvist:* Skand. Arch. f. Physiol. **38**. 97 (1910). — Vgl. auch *P. Lasareff: Pflüger*s Arch. **194**. 293 (1922).

stärkung anderer Empfindungen, und so verschiebt sich das Mischungsverhältnis jener Komponenten, die den bestimmten Mischgeschmack hervorbringen sollen.

Die Erfahrung zeigt, daß auf dem Gebiete der Geschmacksempfindungen noch weitere Erscheinungen anzutreffen sind, als wir sie bisher kennen gelernt haben. Ihre Kenntnis ist von größter Bedeutung, weil sie unter Umständen Versuchsergebnisse beeinflussen können. Bekannt ist die Erscheinung des Nachgeschmackes. Haben wir z. B. Chininlösung eingenommen, dann macht sich der bittere Geschmack noch längere Zeit, nachdem jene aus der Mundhöhle entfernt ist, geltend. Selbst dann, wenn der Mund gründlich ausgespült wird, verschwindet er nicht sofort. Es ist zweifelhaft, wie in diesem und vielen ähnlichen Fällen die Ursache des Nachgeschmackes zu deuten ist. Handelt es sich um das Fortdauern eines Erregungszustandes, ohne daß der Reiz anhält? Diese Frage ist nicht leicht zu beantworten, haben wir doch beim Ausspülen der Mundhöhle keine Gewähr dafür, daß damit auch jene Anteile der Lösung zur Entfernung gelangt sind, die in die Geschmackspforen eingedrungen sind. Auch könnten noch Anteile des Schmeckstoffes innerhalb des Sinnesepithels bzw. von seiner Oberfläche aus wirken.

Man hat von einem gleichartigen und von einem ungleichartigen Nachgeschmack gesprochen und versteht unter dem letzteren das Auftreten einer von der ursprünglichen Geschmacksempfindung verschiedenen. Wir haben S. 487 einen solchen Fall bereits besprochen. Es sei an das Magnesiumsulfat erinnert. Auch $MgCl_2$, KNO_3, $LiNO_3$, NH_4NO_3, $NaHCO_3$ zeigen zuerst einen bitteren Geschmack, worauf dann ein süßer Nachgeschmack folgt. Es ist jedoch in diesen Fällen fraglich, wie man sich zu der ganzen Erscheinung stellen soll. Der Begriff Nachgeschmack schließt in sich, daß eine Geschmacksempfindung den sie auslösenden Reiz wesentlich überdauert. Nun haben wir S. 487 erfahren, daß Magnesiumsulfat dann, wenn es mit Speichel zusammengebracht wird, sofort die Empfindung süß auslöst. Hier fehlt der andersartige Nachgeschmack, weil die Süßempfindung die primäre ist. Sollten den andersartigen Nachgeschmacksempfindungen nicht auch ähnliche Ursachen zugrunde liegen? Können wir somit vom rein theoretischen Standpunkte aus zur Zeit nicht angeben, ob es auf dem Gebiete des Geschmackssinnes Nachempfindungen im strengen Sinne des Begriffes gibt, so ist doch ihre Kenntnis aus rein praktischen Gründen von größter Bedeutung, denn es könnte die Beurteilung des Geschmackes einer Substanz unter einer solchen leiden.

Von ganz besonderem Interesse ist die Beobachtung, daß die Möglichkeit besteht, eine Geschmacksempfindung, die an und für sich nicht zur Aulösung gelangt, dadurch zustande kommen zu lassen, daß man an einer anderen Stelle der Zunge einen überschwelligen Reiz einwirken läßt[1]). Ferner kann eine bereits vorhandene Empfindung durch einen zweiten Reiz verstärkt werden. So läßt sich die Süßempfindung durch eine Kochsalzlösung steigern. Eine 0·1%ige Kochsalzlösung, die an und für sich nicht sicher von reinem Wasser unterschieden werden kann, erhöht den süßen Geschmack einer 12%igen Rohrzuckerlösung[2]). Die erwähnten Erscheinungen lassen sich bei gleichzeitiger Einwirkung der Geschmackstoffe

[1]) *F. Kiesow: Wundts* philosoph. Stud. **10**. 532 (1894). — [2]) *N. Zuntz:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 556 (1892).

auf verschiedene Zungenteile auch dann hervorrufen, wenn ihre Einwirkung nacheinander erfolgt. Man hat sie in Parallele mit dem Simultan- und Sukzessivkontrast gestellt, Erscheinungen, denen wir beim Lichtsinn (vgl. S. 156ff.) begegnet sind. Kontrasterscheinungen sind auch im täglichen Leben nichts Seltenes. Es erscheint uns etwas Saueres besonders sauer, wenn zuvor intensive Süßempfindung vorhanden war. Es ist in allen diesen Fällen wichtig, zu entscheiden, worauf die Kontrasterscheinungen beruhen. Handelt es sich um eine Veränderung der Reizschwelle oder liegen zentrale Vorgänge vor? Es scheint, daß das letztere zutrifft [1]).

Schließlich sei noch Beobachtungen der folgenden Art gedacht. Spült man den Mund mit chlorsaurem Kali [2]) oder mit verdünnter Schwefelsäure [3]) aus, dann tritt bei der Aufnahme von reinem Wasser Süßempfindung auf. Man hat von einer Umstimmung des Geschmacksapparates gesprochen. Wie sie zustande kommt, wissen wir nicht. Ferner läßt sich unter geeigneten Bedingungen bei gleichzeitiger Darbietung zweier Reize an verschiedene Zungengebiete die Wahrnehmung der einen Reizqualität verhindern. Der schwächere Reiz kommt auch dann nicht zur Geltung, wenn er über der Schwelle liegt.

Wir haben nun schon mehrfach von Schwellenreizen und solchen gesprochen, die unter und über ihr liegen, und wollen uns jetzt etwas genauer mit ihnen befassen. Wir können auch hier einerseits die Reizschwelle als solche betrachten und ferner die Unterschiedsschwelle. Aus dem früher Dargelegten ist leicht verständlich, daß die Bestimmung der letzteren auf große Schwierigkeiten stößt. Die Aufgabe besteht darin, eine bestimmte Geschmacksempfindung von bestimmter Intensität auszulösen und nun festzustellen, wann ein Reizzuwachs erkennbar wird. Nun hält es sehr schwer, die in die Mundhöhle gebrachte Lösung von Schmeckstoffen restlos zu entfernen und vor allem die Geschmacksknospen von ihnen zu befreien. Auch Umstimmungserscheinungen machen sich geltend [4]).

Die Prüfung der Schwellenwerte bei verschiedenen Schmeckstoffen führt zu sehr wichtigen Beobachtungen. So zeigte es sich, daß die einzelnen Säuren sich nicht, wie zunächst erwartet wurde, nach der Größe ihrer Dissoziation einordnen lassen [5]). Wir haben die Ursachen hierfür schon S. 481 erörtert. Legt man der Feststellung der Schwelle die absoluten Mengen der Schmeckstoffe zugrunde, dann zeigt es sich, daß die bitter schmeckenden Stoffe die niedrigsten Zahlen ergeben. Bei den Salzen ergab sich, daß die allgemeine Schwelle [6]) ungefähr den Molekulargewichten proportional ist [7]).

In der folgenden Übersicht sind einige Schwellenwerte wiedergegeben. Sie sind bei verschiedenen Versuchspersonen festgestellt worden. Angegeben

---

[1]) *H. Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **2**. 1 (1891). — *W. A. Nagel:* Z. f. Psychol. und Physiol. d. Sinnesorgane. **10**. 235 (1896). — [2]) *V. Aducco* und *U. Mosso:* Giorn. r. accad. med. di Torino. **34**. 39 (1886). — [3]) *W. A. Nagel:* Z. f. Psychol. und Physiol. d. Sinnesorg. **10**. 235 (1896). — [4]) Vgl. solche Bestimmungen bei *Camerer: Pflüger*s Arch. **2**. 232 (1869). — *F. Keppler: Pflüger*s Arch. **2**. 449 (1869). — *F. Lemberger:* Ebenda. **123**. 293 (1908). — *K. Fodor* und *L. Happisch: Pflüger*s Arch. **197**. 337 (1922). — [5]) Vgl. u. a. auch *G. Liljestrand:* Arch. néerl. de physiol. **7**. 532 (1922). — [6]) Vgl. hierzu S. 487. Gemeint ist eine Geschmacksempfindung ohne spezifische Einstellung, d. h. ohne Wahrnehmung des für das einzelne Salz besonderen Geschmackes. — [7]) *Gley* und *Ch. Richet:* C. r. de la soc. de biol. 742 (1885).

sind die niedrigsten und höchsten Werte. Man erkennt ohne weiteres das Vorliegen erheblicher individueller Unterschiede [1]).

Chininum hydrochloricum . . .	$2 - 20 . 10^{-6}$ n.
Kochsalz	$1 - 5 . 10^{-2}$ n.
Weinsäure	$1 - 10 . 10^{-4}$ n.
Traubenzucker	$2 - 7 . 10^{-2}$ n.

Hervorgehoben sei noch, daß interessanter Weise die Temperatur die Auslösung von Geschmacksempfindungen beeinflußt. Das Optimum findet sich zwischen 10 und 20° C [2]). Bei tiefen und hohen Temperaturen (etwa 50° C) sind die Geschmacksempfindungen herabgesetzt. Bei starker Abkühlung (0°) und nach Einwirkung einer Temperatur von etwa 50° wird die Auslösung einer Geschmacksempfindung für kurze Zeit unterbrochen, nur die Empfindung sauer kommt noch zustande.

Es ist auch bei den Geschmacksempfindungen die Reaktionszeit festgestellt worden [3]). Die folgende Tabelle gibt einige Werte wieder:

Qualität	Ort des Reizes Zungenspitze	
	Minimum	Maximum
bitter	2·00″	7·00″
salzig	0·25″	0·72″
sauer	0·64″	0·70″
süß	0·30″	0·85″

Hierzu ist zu bemerken, daß die vorliegenden Angaben nur einen relativen Wert haben, indem es sich bei der Art der Ausführung der Versuche nicht vermeiden läßt, daß Tastempfindungen zur Geltung kommen. Sie machen sich auch bei der Frage nach dem Lokalisationsvermögen von Geschmacksempfindungen geltend. Es ist vor allem durch Übung eine richtige Lokalisation innerhalb gewisser Grenzen möglich. Die Versuche werden in der Weise angestellt, daß entweder auf der linken oder rechten Zungenhälfte zwei, verschiedene Geschmacksempfindungen auslösende Schmeckstoffe in Lösung aufgetragen werden, oder man wählt von ein und demselben Stoff zwei verschiedene Konzentrationen [4]).

Beim Geruchssinn haben wir eine Reihe von peripher und zentral bedingten Störungen kennen gelernt. Solche finden sich auch beim Geschmackssinn. Man spricht von einer Ageusie, wenn jede Geschmacksempfindung ausbleibt, von einer Parageusie, wenn die Empfindung nicht dem sie auslösenden Reiz entspricht. Auch eine Herabsetzung — Hypogeusie — und eine Steigerung — Hypergeusie — sind bekannt.

---

[1]) Vgl. hierzu die ausführlichen Angaben von *E. v. Skramlik* im Handbuch der Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. l. c. 541, 542. — Ferner *Hans Henning* im Handbuch der biol. Arbeitsmethoden (herausg. v. *Emil Abderhalden*). Abt. VI, Teil A, 647 ff. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1922. — [2]) *Cammerer: Pflügers* Arch. **2**. 322 (1869); Z. f. Biol. **6**. 440 (1870). — *K. Komuro:* Arch. néerl. de physiol. **5**. 572 (1921). — [3]) Vgl. hierzu u. a.: *v. Vintschgau* und *Hönigschmied: Pflügers* Arch. **10**. 1 (1875); **12**. 87 (1876); **14**. 529 (1877). — *H. Beaunis:* Recherch. expérim. sur les conditions de l'activité cérébrale et sur la physiol. des nerfs. Paris 1884. — *F. Kiesow:* Z. f. Psychol. **33**. 453 (1903). — *H. Piéron:* L'ann. psychol. **20**. 42 (1914). — *V. Henri:* C. r. de la soc. de biol. **76**. 129 (1914). — *D. J. Macht, S. Isaacs* und *J. Greenberg:* Psychol. bullet. **16**. 51 (1919). — [4]) Vgl. *E. v. Skramlik:* Z. f. Sinnesphysiol. **56**. 69 (1924).

Störungen auf dem Gebiete der Geschmacksempfindungen sind nicht selten. Einmal führen Erkrankungen im Mittelohr (Chorda tympani!) dazu. Daß nach Verletzungen im Trigeminusgebiet (Exstirpation des Ganglion Gasseri) Störungen im Gebiete der Geschmacksempfindungen auftreten, haben wir schon S. 477 mitgeteilt. Es sind ferner solche bei Veränderungen im Gebiete des 3. Astes des N. trigeminus beobachtet[1]) und endlich solche nach Störungen im Gebiete des N. glossopharyngeus[2]). Besonders häufig sind peripher bedingte. Jedermann kennt den Zustand der belegten Zunge, wobei Geschmacksempfindungen mehr oder weniger vollständig ausgeschlossen sind. Bei dieser Gelegenheit läßt sich sehr gut der Einfluß der Ausschaltung von Geschmacksempfindungen auf den Appetit studieren, sofern nicht, was häufig der Fall ist, der Gesamtzustand des Organismus gestört ist und dadurch zugleich auch jener in Mitleidenschaft gezogen ist. Immerhin kann man nicht selten durch Reinigung der Zunge einen günstigen Einfluß auf die Nahrungsaufnahme erzielen.

Es fehlt nicht an Bemühungen zum Zwecke des Vergleichs bestimmter Geschmacksempfindungen eine Norm zu schaffen. Wir haben eine solche beim Geruchssinn in Gestalt der Olfaktie kennen gelernt. Wenn diese auch auf subjektiven Ermittlungen beruht, so ist immerhin die Möglichkeit einer Verständigung geschaffen. Wir können beim Vergleich der Wirkung von Schmeckstoffen so vorgehen, daß wir z. B. für die Empfindung süß eine bestimmte Zuckerkonzentration als Ausgangspunkt wählen und nunmehr z. B. eine Saccharinlösung so lange verdünnen, bis sie jener in ihrer Geschmacksintensität entspricht[3]). Bei derartigen Vergleichen macht sich oft störend bemerkbar, daß Beigeschmäcke vorhanden sind. Die Bezeichnung süß bedeutet nicht eine ganz bestimmte, bis in alle Einzelheiten hinaus festgelegte Geschmacksqualität. Wir bezeichnen viele Empfindungen als süß und sind dabei imstande, Unterschiede festzustellen, die nicht mit der Konzentration der Lösungen zusammenhängen.

Zum Schlusse sei noch erwähnt, daß vielfach behauptet worden ist, daß das weibliche Geschlecht dem männlichen in der Feinheit der Geschmacksempfindung überlegen sei. Da jedoch an und für sich große individuelle Unterschiede vorhanden sind, kann nur die Ausdehnung auf eine sehr große Anzahl von Individuen ein endgültiges Urteil ermöglichen[4]).

---

[1]) Vgl. z. B. *F. Ziehl: Virchows* Archiv. **117**. 52 (1889). — [2]) Vgl. *K. Lehmann: Pflügers* Arch. **33**. 194 (1884). — *F. Pope:* Brit. med. j. **2**. 1148 (1889). — *R. Cassirer:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 36 (1899). — [3]) Vgl. hierzu u. a. *Theodor Paul:* Chemiker-Ztg. Nr. 88 (1921); Z. f. Unters. der Nahrungs- und Genußmittel. **43**. 137 (1922). — *R. Pauli:* Biochem. Z. **125**. 97 (1921). — [4]) Vgl. z. B. *E. H. S. Bailey* u. *E. L. Nichols:* Nature. **37**. 557 (1887); Science. **11**. 145 (1888). — *E. H. S. Bailey:* Canadian Univ. Quarterl. **2**. 95 (1893). — *Vaschide:* C. r. de la soc. de biol. **39**. 898 (1904). — *di Mattei:* Arch. di psichiatr. **22**. 207 (1901). — *H. Henning:* Ergebnisse der Physiol. *(Asher-Spiro).* **19**. 51 (1921).

Vorlesung 19.

Temperatursinn. Temperaturempfindung.

Wir kommen nun zur Besprechung einer Reihe von Sinnesorganen, die im wesentlichen in die Haut eingebaut sind. Wir treffen sie außerdem noch in den der Oberfläche des Körpers unmittelbar benachbarten Schleimhautflächen. Es sind jene Sinneszellen, die Temperatur-, Schmerz- und Druck- bzw. Berührungsempfindungen auslösen. Sie stehen alle im Dienste wichtiger Leistungen des Organismus. Wir haben dieser Zusammenhänge bereits gedacht[1]) und auch schon darauf aufmerksam gemacht, daß von jenen Sinnesorganen aus, ohne daß unser Bewußtsein beansprucht zu sein braucht, eine ganze Reihe wichtiger Funktionen geleitet werden. Alle erwähnten Sinne können als Schutz dienen und durch Auslösung entsprechender Gegenmaßnahmen verhindern, daß die Haut und eventuell auch tiefer liegende Gewebe geschädigt werden. Der Temperatursinn macht uns auf Temperaturunterschiede aufmerksam und steht zugleich im Dienste der Wärmeregulation. Der Berührungs- bzw. Drucksinn vermittelt einerseits entsprechende Empfindungen, andererseits strömen von den ihm zugehörenden Sinnesorganen vor allem bei Bewegungsvorgängen unausgesetzt Erregungen zentripetal, die, ohne daß höhere Anteile des Zentralnervensystems in Tätigkeit treten, bewirken, daß jene sich in geregelter Weise vollziehen. Jede Bewegung steht unter Kontrolle jener Sinnesorgane! Wir haben schon wiederholt die Bezeichnung Sensomotilität gebraucht und dargetan, daß sensible und motorische Leistungen des Organismus auf das Innigste mit einander verknüpft sind. Es kommt dies ganz besonders eindringlich bei der Zusammenarbeit des Berührungs- bzw. Drucksinnapparates mit der Muskulatur — vermittelt durch die entsprechenden Nervenbahnen — zur Geltung. Eine ausgesprochene Schutzfunktion entfaltet auch der Schmerzsinn.

Beginnen wir mit der Betrachtung des Temperatursinnes. Wir gehen am besten von der an und für sich überraschenden Tatsache aus, daß für diesen Sinn zwei verschiedene Arten von Sinnesorganen und dem entsprechend zwei verschiedene Empfindungszentren vorhanden sind. Die sorgfältige Prüfung der von der Haut aus auslösbaren Empfindungen hat zu dem Ergebnis geführt, daß es Stellen gibt, von denen aus nur die Empfindung kalt und andere, von denen aus nur Warmempfindung ausgelöst werden kann[2]). Infolgedessen hat man von

---

[1]) Physiologie I, S. 420. — [2]) *M. Blix:* Zeitschr. f. Biol. **20**. 141 (1884); **21**. 145 (1885). — *A. Goldscheider:* Monatsschr. f. prakt. Dermatol. **3**. Nr. 7/8 (1884); Gesammelte Abhandlungen. **1**. Physiol. d. Hautsinnesnerven. 53. Joh. Ambr. Barth, 1898.

Kalt- und Warmpunkten gesprochen. Es ist von größter Bedeutung und sichert zugleich die erwähnte Beobachtung, daß von den erwähnten Stellen aus die entsprechenden Empfindungen auch durch mechanische und elektrische Reize zustande kommen. Auch gewisse Stoffe, wie Chloroform, Menthol, Kohlensäure usw. lösen bei ihrem Eindringen in die Haut Kaltempfindungen aus[1]). Ferner ist beobachtet worden, daß unter besonderen Bedingungen die „Kaltsinneszellen" durch erhöhte und die „Warmsinneszellen" durch herabgesetzte Temperaturen erregt werden können, doch ist das letztere bestritten. Von größter Bedeutung ist der Umstand, daß wir auch dann, wenn ein „Warm- oder Kaltpunkt" für sich gereizt wird, die entstehende Empfindung nicht „punktförmig" in die gereizte Hautstelle lokalisieren, vielmehr sie nach allen drei Dimensionen und insbesonders der Fläche nach erweitert projizieren. Es macht diese Erscheinung verständlich, weshalb wir bei Berührung mit einem kalten oder warmen Gegenstand nicht entsprechend der Lage der Kalt- und Warmpunkte eine mosaikartige Empfindung haben, vielmehr ist sie für jenen Hautbezirk, in dem sich erregte Sinneszellen der genannten Art vorfinden, eine zusammenhängende und einheitliche.

Abb. 242.

Schema des *Krause*schen Endkolbens.
k = Endkolben der Hauptnervenfaser; n^1, np = deren Neuroplasma; n^2 = Nebenfaser, die das Neuroplasma korbartig umfaßt; m = Myelin; l = bindegewebige Lamellen; s = *Schwann*sche Scheide.

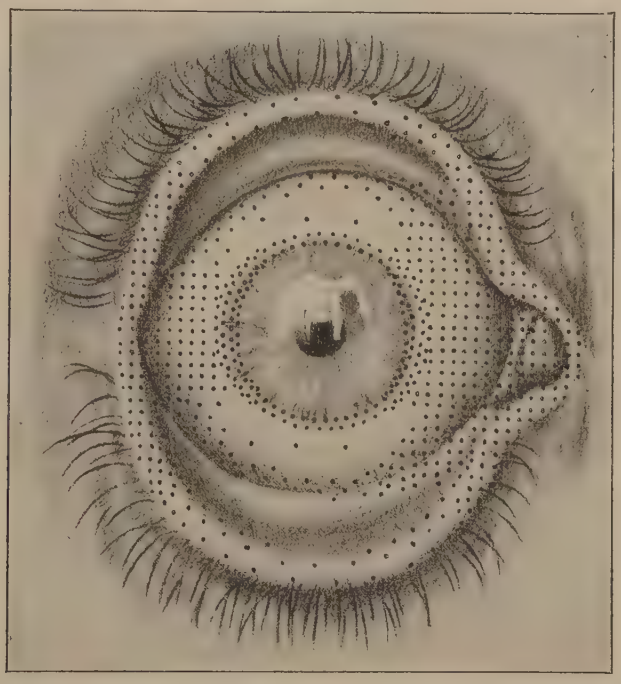
Wir haben uns somit vorzustellen, daß in der Haut Sinneszellen vorhanden sind, die mittels einer besonderen Nervenbahn mit einer bestimmten Stelle der Großhirnrinde in Verbindung stehen. In dieser werden beim Eintreffen einer Erregung Vorgänge ausgelöst, die als Warm- oder Kaltempfindung zur Wahrnehmung kommen. Welcher Art jene sind, ist uns unbekannt. Es ist gleichgültig, durch welche Art von Reiz die betreffenden Sinneszellen in Erregung versetzt werden, es kommt nur darauf an, daß sie eintritt, und zwar in ausreichendem Maße. Für den ihr folgenden Erfolg im Empfindungszentrum ist allein dieses maßgebend. Innerhalb der gewöhnlichen Verhältnisse reagieren die Kalt- und Warmsinneszellen nur auf Temperaturgefälle. Eine Erregung durch mechanische und andere Reize kommt in der Regel nicht in Frage.

Wir wollen, bevor wir auf die Funktionen des Temperatursinnes und vor allem auf das bestimmte Empfindungen auslösende Moment eingehen, die Frage nach der Art der Sinnesorgane beantworten und ferner versuchen der „Kalt- und Warmbahn" bis zur Großhirnrinde zu folgen. Für die Zuordnung der in der Haut und den angrenzenden Schleimhautflächen zahlreich vorhandenen, zum Teil verschieden gebauten Sinnesorgane zu

[1]) *A. Goldscheider:* Verhandl. d. physiol. Gesellsch., Berlin. Nr. 10/11 (1885/86); Monatsschr. f. prakt. Dermatol. 5. Nr. 2 (1886); Verhandl. d. physiol. Gesellsch. 7. Nov. (1887). — *H. Ebbecke: Pflüger*s Archiv. **169**. 427 (1917). — *H. Rein:* Z. f. Biol. **81**. 197 (1924). — *A. Goldscheider* u. *R. Ehrmann: Pflüger*s Arch. **206**. 303 (1924). — *A. Goldscheider* u. *H. Hahn:* Ebenda. **206**. 308 (1924). — *A. Goldscheider* und *G. Ioachimoglu: Pflüger*s Arch. **206**. 325 (1924).

bestimmten Sinnesleistungen fehlt es auch heute noch vielfach an den nötigen Unterlagen. Man hat wohl z. B. Kalt- und Warmpunkte auf einem Hautbezirk mittels Kalt- und Warmreizen auf das sorgfältigste festgestellt, dann das betreffende Hautstück entfernt und nun versucht, herauszubringen, was für ein besonderes Sinnesorgan den einzelnen Punkten entspricht, jedoch liegen soviele verschiedene davon auf engem Raum zusammen, daß es nicht möglich war, eine eindeutige Entscheidung zu fällen. Nun kennen wir glücklicherweise Stellen, von denen aus sich wohl Kalt- jedoch keine Warmempfindungen auslösen lassen. Solche Orte sind die Konjunktiva und die

Abb. 243.



Die Punktierung bezeichnet durch ihre verschiedene Dichte den Grad der „Kaltempfindlichkeit" in den einzelnen Regionen der Horn- und Bindehaut.

Glans penis. Besonders eingehend sind die Konjunktiva des Auges und die Kornea auf die Verteilung der Kaltpunkte untersucht worden. Sie steht in engstem Zusammenhang mit jener von Sinnesorganen, die nach ihrem Entdecker[1]) *Krause*sche Endkolben genannt worden sind (vgl. die Abb. 242)[2]). Schon *v. Frey*[3]) hatte diese als Sinnesorgan zur Vermittlung

[1]) *W. Krause:* Z. f. rat. Med. **5**. (3). 28 (1858); Die terminalen Körperchen der einfach sensiblen Nerven. Hannover 1860. — [2]) Entnommen: *Ludwig Plate:* Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. 2. Teil. Die Sinnesorgane der Tiere. G. Fischer, Jena 1924. — [3]) *H. v. Frey:* Berichte der math.-naturw. Kl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., Leipzig. **47**. 173 (1895). — Vgl. auch *Goldscheider:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 1 (1885). — *Nagel: Pflüger*s Arch. **59**. 563 (1895). — *H. v. Frey* und *Webels:* Z. f. Biol. **74/75**. 173 (1922).

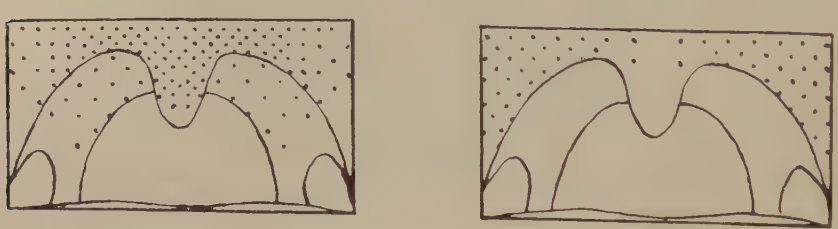
der Kaltempfindung angesprochen. In Abb. 243 [1]), S. 495, ist die Verteilung der Kaltpunkte in der Konjunktiva und der Kornea dargestellt [2]). Was nun die Warmsinnesorgane anbetrifft, so läßt sich aus manchen Beobachtungen entnehmen, daß sie tiefer liegen als die Kaltsinnesorgane [3]). Man denkt an die *Ruffini*schen Körperchen (vgl. Abb. 244) [4]).

Was die Dichtigkeit des Vorkommens von Kalt- und Warmpunkten an verschiedenen Hautstellen anbetrifft, so fällt zunächst die außerordentlich viel größere Anzahl der ersteren auf. Es sind im Mittel pro Quadratzentimeter 13 Kalt- und 1·5 Warmpunkte gezählt worden [5]). Man hat berechnet, daß auf der ganzen Körperoberfläche etwa 250000 Kalt- und

Abb. 244.

*Ruffini*sches Körperchen.
a = *Henle*sche Nervenscheide. b = terminaler Fibrillenbusch.

Abb. 245. Abb. 246.



Kaltpunkte. Warmpunkte.

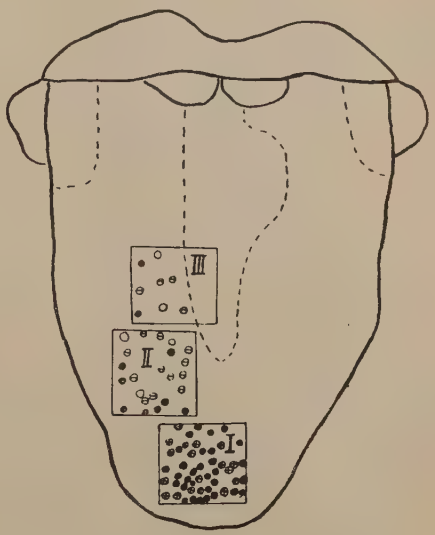
Schematische Darstellung der Ausbreitung der Kalt- und Warmpunkte in der Rachenschleimhaut. Die verschiedene Dichte der Punktierung entspricht der verschiedenen Verteilung der entsprechenden Temperaturpunkte. An den von Punkten freien Stellen fehlen die betreffenden Sinnesorgane.

30000 Warmpunkte vorhanden sind. Die Verteilung der Temperaturpunkte ist übrigens eine sehr ungleichmäßige. Man findet sie zumeist in Gruppen

[1]) Entnommen: *H. Strughold* und *M. Karbe:* Z. f. Biol. **83**. 192 (1925). — [2]) *H. Strughold* und *M. Karbe:* Z. f. Biol. **83**. 189, 207, 297 (1925); hier findet sich die ganze einschlägige Literatur; vgl. auch *H. Strughold:* Z. f. Biol. **84**. 311 (1926). — Vgl. auch *Knüsel* und *Vonwiller:* Z. f. Augenheilkunde. **49**. 157 (1922). — *H. Strughold:* Z. f. Biol. **83**. 201 (1925). — [3]) *Thunberg:* Skand. Arch. f. Physiol. **11**. 382 (1901). — *Hacker:* Z. f. Biol. **61**. 240 (1913). — [4]) Entnommen: *Ruffini:* Revue générale d'histologie (herausgegeben von Renaut u. Regaud, Lyon-Paris 1905). — [5]) *Sommer:* Sitzungsbericht der physikal.-mediz. Gesellsch., Würzburg. 63 (1900). — Vgl. auch *A. Goldscheider:* l. c. S. 493, Zitat 2.

zusammenliegend, seltener ist ein vereinzeltes Vorkommen. Man findet zwischen Temperaturpunkten oft recht große (bis zu 1 cm^2) Flächen, die weder Kalt- noch Warmpunkte aufweisen. Daß es Orte gibt, von denen aus wohl Kaltempfindung, nicht aber diejenige von warm auslösbar ist, haben wir bereits erwähnt. Hinzugefügt sei noch, daß auch die Brustwarze, ferner die Schleimhaut des Mundes und der Nase vorherrschend Kaltpunkte aufweisen [1]). In der Mundhöhle läßt sich reine Warmempfindung in ganz geringem Grade nur am Gaumen dicht neben den letzten Molaren und an einem schmalen Streifen der Innenfläche der Unterlippe und am Mundwinkel auslösen. Mundboden, Zahnfleisch, Wangenschleimhaut und der größte Teil des Gaumens erweisen sich als frei von Sinneszellen, die Warmempfindung bewirken, dagegen ist die Vermittlung von Kaltempfindung von all den genannten Stellen aus durchwegs eine gute,

Abb. 247.



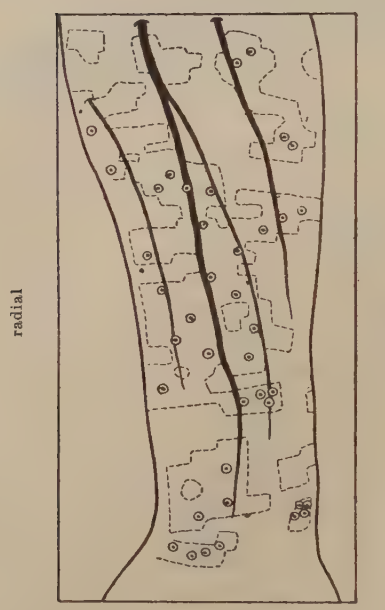
am Gaumen sogar eine ausgezeichnete [2]). Vgl. hierzu Abb. 245 und 246 [3]).

Besonders eingehend ist die Verteilung jener Stellen, von denen aus Warmempfindung ausgelöst wird, auf der Zunge geprüft worden [4]). Es zeigte sich, daß der größte Teil der Unterseite dieses Organes thermanästhetisch ist. Nach der Spitze und den Rändern der Zunge zu mehren sich die Stellen, von denen aus Warmempfindung vermittelt werden kann. In der Mitte der Oberfläche der Zunge findet sich ein thermanästhetischer Bezirk [vgl. hierzu Abb. 247 [5])], die gestrichelte Linie bedeutet die Grenzlinie zwischen jenem Gebiet und den Stellen, die in Beziehung zum Rindenzentrum für Warmempfindung stehen. Was nun jene Orte anbetrifft, von denen aus Warmempfindung auslösbar ist, so zeigte es sich, daß sie mit dem Vorhandensein der Papillae fungiformes zusammentreffen, und zwar liegen die zugehörigen Sinneszellen zumeist unter ihnen in der Schleimhaut. Es läßt sich jedoch lange nicht von allen Papillen tragenden

[1]) *Weber: Wagners* Handwörterbuch. 3. (2). 515 (1846). — *Dessoir:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 276 (1892). — [2]) Vgl. hierzu *Hermann Rein:* Z. f. Biol. 82. 545 (1925). — *Hans Schriever* u. *Hubert Strughold:* Z. f. Biol. 84. 193 (1926). — Vgl. auch *Kiesow: Wundts* philos. Studien. 14. 568 (1898). — *Goldscheider:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 1 (1885). — [3]) Entnommen: *Hans Schriever* u. *H. Strughold:* Z. f. Biol. 84. 196 (1926). — [4]) *H. Rein:* Z. f. Biol. 82. 545 (1925). — [5]) Entnommen: *H. Rein:* Z. f. Biol. 82. 550 (1925).

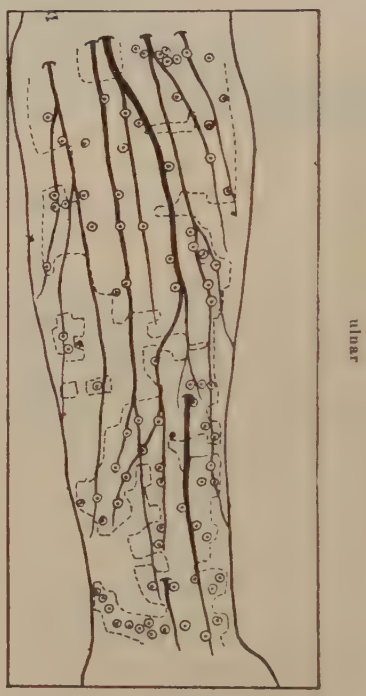
Stellen der Zungenoberfläche aus jene Empfindung hervorrufen. In Abb. 247, S. 497, kommt die Beziehung zu den Papillae fungiformes zum Ausdruck. Es sind drei Felder eingezeichnet. In Feld I (Zungenspitze) (1 cm^2 groß) waren 47 Papillae fungiformes vorhanden. Auslösbar war von 47 (100%) davon Warmempfindung, von 17 Kalt- und von 47 Druckempfindung. In Feld II (Zungenspitze und -rand) ergaben sich folgende Werte für die Auslösbarkeit der drei genannten Empfindungen 8, 3, 23 (gezählt worden waren an dieser Stelle in 1 cm^2 23 Papillen), und in Feld III (Zungenrücken: gezählt in 1 cm^2 8 Papillen) waren es 2, 2 und 4 Stellen, von denen aus Warm- bzw. Kalt- bzw. Druckempfindung ausgelöst werden konnten. Im Vergleich zur

Abb. 248.



Linker Unterarm, dorsal.

Abb. 249.



Linker Unterarm, volar.

Haut sind größere Reize notwendig, um die entsprechenden Temperaturempfindungen zu vermitteln. Es sei hier angefügt, daß der scharfe Geschmack des Paprikas, des Pfeffers und der Ingwerwurzel auf eine Erregung der Warmsinnesorgane zurückgeführt wird [1]).

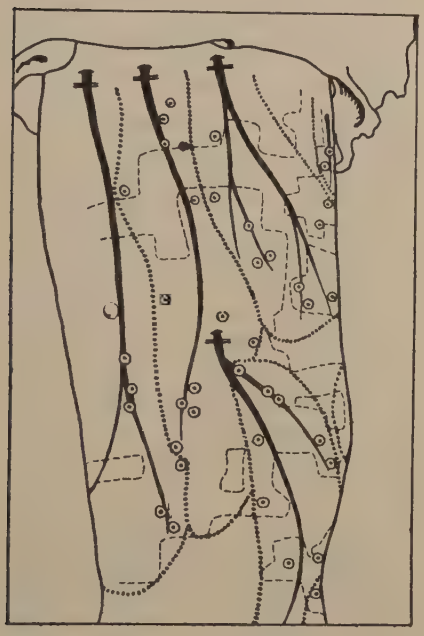
Was im übrigen die Verteilung jener Stellen anbetrifft, von denen aus Temperaturempfindungen auslösbar sind, so sei noch bemerkt, daß außer den schon genannten Stellen noch folgende Orte im Inneren des Körpers mit entsprechenden Sinneszellen ausgestattet sind: die Schleimhaut des obersten Teiles des Ösophagus, des vorderen Einganges und des Bodens der Nasenhöhle, die Epiglottis am Rande und an der vorderen und hinteren

[1]) Vgl. *Z. Stary:* A. f. experim. Path. u. Pharm. **105**. 76 (1925).

Fläche, der Sinus pyriformis, die Schleimhaut der Stellknorpel, der Taschen- und Stimmbänder und endlich noch diejenige eines Anteiles des Kehlkopfinneren unterhalb der Glottis [1]). Alle übrigen Anteile des Körperinneren entbehren der Beziehung zu jenen Rindenzentren, von denen aus es zur Auslösung von Temperaturempfindungen kommt.

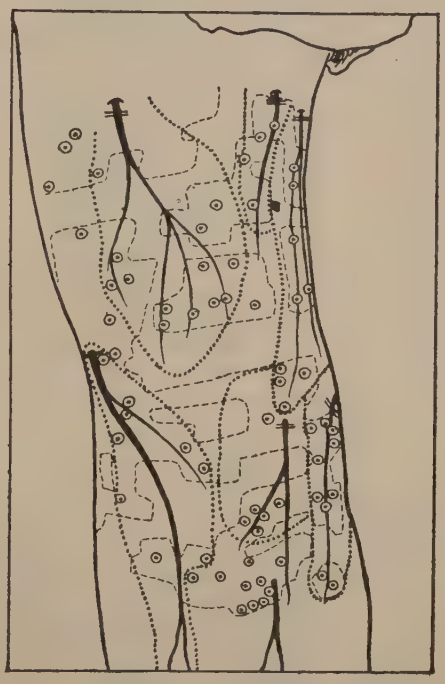
Die Topographie der Warmpunktsverteilung in der Haut ergibt sich aus den Abb. 248—258 [2]). In allen Abbildungen sind die Grenzen zwischen

Abb. 250.



Linker Oberarm, medial.

Abb. 251.



Linker Oberarm, von vorn.

Durch Leitungsanästhesie wurden die gestrichelt umgrenzten, Warmempfindung auslösenden Gebiete in ihrer Zugehörigkeit zu bestimmten Nervenstämmen ermittelt. Die Ausfallsgebiete sind punktiert angegeben. Die Querstriche über den Nerven bedeuten die Injektionsstellen. (Diese Bemerkungen gelten auch für die übrigen Abbildungen.)

thermanästhetischen Gebieten und solchen, von denen aus Warmempfindung auslösbar war, gestrichelt. Die Anordnung der Warmpunkte weist auf enge Beziehungen zwischen ihnen und dem Verlauf sensibler subkutaner Nervenstämme hin. Besonders klar treten diese dann zu Tage, wenn durch Injektion eines Anästhetikums Nervenstämme leitungsunfähig gemacht werden. Es zeigt sich dann im Ausbreitungsgebiet des betreffenden Nerven ein entsprechender Ausfall an Warmpunkten. In den Abbildungen ist die Injektionsstelle durch zwei kurze, die betreffenden Nervenstämme kreuzende Striche

[1]) *Pieniaczek:* Jahrb. d. Gesellsch. d. Wiener Ärzte. 481 (1878). — *Dessoir:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 277 (1892). — *Lennander:* Mitteil. aus d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **10**. 38 (1901). — *Ganter:* Med. Klinik. Nr. 29. 1921. — [2]) Entnommen: *H. Rein:* Z. f. Biol. **82**. 513 (1925).

angedeutet; ferner sind die Grenzen für die durch die Anästhesierung herbeigeführten Ausfallgebiete durch Punktierung angegeben. Schräg schraffierte Bezirke bedeuten solche, in denen nach erfolgter Leitungsanästhesie sich wohl Ausfall der Warm-, jedoch nicht der Druckempfindung ergab.

Abb. 252.

Linker Oberschenkel, medial.

Abb. 253.

Regio frontalis und nasalis.

Über die Dichte der Warmpunkte in verschiedenen Körperregionen unterrichtet die folgende Zusammenstellung[1]):

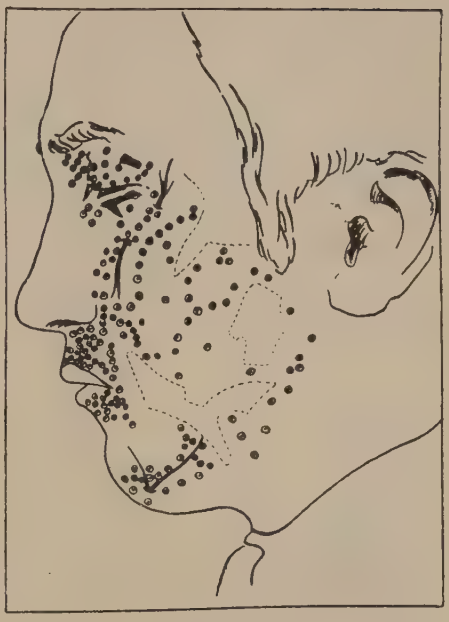
Körpergegend	Dichte der Warmpunkte in 1 cm^2 Fläche
Vorderarm dorsal	0·33
„ volar	0·4
Oberarm medial	0·2
Ellenbeuge	0·7
Oberarm, Beugefläche	0·3
Oberschenkel	0·39
Stirne	0·62
Nase	1·0
übrige Gesicht	1·7
Brust	0·3
Finger dorsal	1·75
„ seitlich	2·0
„ volar	1·6
Dorsum manus	0·54
Vola manus	0·45

Von ganz besonderem Interesse ist, daß es Gebiete gibt, in denen eine Auflösung der Warmempfindung vermittelnden Hautflächen in Warmpunkte nicht durchführbar ist. Es sind dies die Augenlider, Lippen und Nasenflügel. Sie gehören alle zum Innervationsgebiet des 1. und 2. Trigeminusastes. Insbesondere das Verbreitungsgebiet des N. ethmoidalis anterior umfaßt eine solche Fläche, die in ihrer Gesamtheit Beziehungen zum Rindenwarmzentrum besitzt, d. h. die Warmpunkte liegen so dicht, daß eine isolierte Reizung einzelner davon unmöglich ist. Es wäre von größtem Interesse den Bestand solcher Felder an Sinnesorganen bestimmter Art kennen zu lernen.

[1]) *H. Rein:* Z. f. Biol. **82.** 534 (1925).

Es verbleibt uns nun noch der zentripetalen Bahn zu folgen, welche die Beziehung der Temperatursinneszellen zum zugehörigen Temperaturrindenzentrum vermitteln. Wir können hier ganz allgemein vorweg nehmen, daß die mit den einzelnen Sinnesorganen der Haut und den tiefer gelegenen Geweben in Zusammenhang stehenden Nervenbahnen nicht für sich allein weiterziehen, vielmehr werden sie alle zu einem Nervenstrang zusammengefaßt[1]; aber auch dieser bleibt nicht für sich, sondern ist auf eine lange Strecke mit den peripheren motorischen Bahnen vereinigt. Wir bezeichnen aus diesem Grunde die peripheren Nerven als gemischte. Folgen wir nun der Temperaturbahn, deren Verlauf wir übrigens nicht direkt erkennen, vielmehr indirekt aus Erfahrungen erschließen müssen, die einerseits das Experiment bei Durchschneidungen von bestimmten Rückenmarksanteilen und andererseits die Beobachtung an Personen liefert, bei denen aus irgend welchen Gründen Leitungsbahnen im Rückenmark unterbrochen sind. Alle diese Feststellungen, von denen den letzteren eine besonders große Bedeutung zukommt, haben ergeben, daß die Temperaturbahn sich mit allen anderen von der Peripherie kommenden sensiblen Bahnen kurz vor dem Eintreffen am Rückenmark von den motorischen Fasern sondert. Es verläuft nun der sensible Strang für sich. Alle seine

Abb. 254.



Regio facialis.

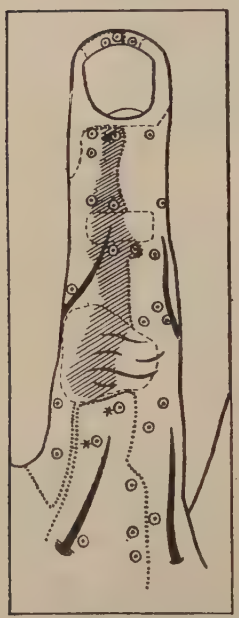
Abb. 255.

Regio facialis.

[1]) Bedeutungsvoll ist, daß gezeigt werden konnte, daß beim „Eingeschlafensein" der Glieder bzw. nach erfolgtem Druck auf einen peripheren Nerven die Auslösung einer Kaltempfindung bereits aufgehoben ist, während eine Warmempfindung noch zustande kommt. Vgl. *Herzen: Pflügers* Arch. **38**. 93 (1885). — *A. Goldscheider:* Ebenda. **39**. 96 (1886).

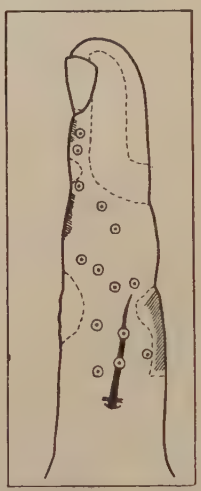
Anteile treten in Beziehung zu Ganglienzellen, die durch Hüllen zu einem Ganglion, dem Spinalganglion, zusammengefaßt sind. Jene Ganglienzellen empfangen je eine Faser von der Peripherie und geben eine solche zentralwärts ab. Alle diese letzteren Bahnen zusammen bilden die hintere Wurzel (vgl. hierzu Abb. 259). In ihr lassen sich die einzelnen Bahnen, die Erregungen von ganz bestimmten Sinneszellen den entsprechenden Empfindungszentren zuführen, jedoch auf dem Wege zu diesen schon innerhalb des Rückenmarks Beziehungen zu anderen Ganglienzellgebieten anknüpfen, z. B. zu solchen des Vorderhornes, noch nicht unterscheiden, wohl aber setzt nun mit dem Eintritt in die Substanz des Rückenmarks die Sonderung der einzelnen

Abb. 256.



Finger, dorsal.

Abb. 257.



Finger von der Seite.

Abb. 258.

Finger, volar.

Fasergebiete ein. Sie haben nicht alle die gleichen Verbindungen innerhalb des Rückenmarks und vor allem auch nicht den gleichen Verlauf in diesem.

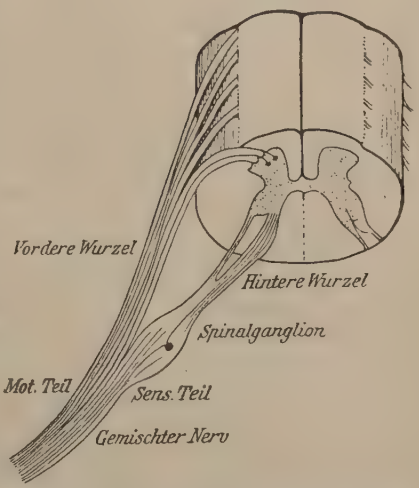
Von der Temperaturbahn wissen wir folgendes. Die ihr zugehörigen Nervenfasern beenden nach erfolgtem Eintritt in das Rückenmark sehr bald ihren Verlauf. Sie treten in Beziehung zu Ganglienzellen, die der grauen Substanz des Hinterhornes angehören. Von hier aus beginnt ein zweites Neuron, und zwar treten die Fasern der genannten Ganglienzellen, nachdem sie innerhalb der grauen Hinterhornsubstanz eine Strecke weit emporgestiegen sind [1]), auf die andere Seite über, um dann im Seiten-

[1]) Vgl. u. a. *Reinhardt:* Deutsche Z. f. Chir. **47**. 89 (1898). — *Urriola:* Arch. de neurol. **7**. 350 (1899).

strang[1]) zum Thalamus emporzuziehen[2]). Es sei gleich bemerkt, daß der geschilderte Verlauf nicht allein den Fasern der Temperaturbahn zukommt, vielmehr schließt sich ein Teil jener Bahnen an, die der Vermittlung der Tastempfindung dienen. Ferner haben die Schmerzempfindung auslösenden Nervenfasern in ihrer Gesamtheit den gleichen Verlauf, wie jene, welche die Verbindung der Kalt- und Warmsinneszellen mit den zugehörigen Stellen der Großhirnrinde herstellen. Man hat jene Bahnen, die von Ganglienzellen des Spinalganglions ausgehend an den Zellen des Hinterhornes (man nennt den Komplex der hier in Betracht kommenden Zellen solche des Hinterhornrestes) enden, kurze Wurzelfasern genannt. Die von jenen Zellen aus sich entwickelnden, dem Thalamus zu ziehenden Nervenbahnen bilden den Tractus spino-thalamicus.

Im Thalamus haben wir den Beginn des dritten Neurons, d. h. die eben erwähnte Bahn splittert sich an bestimmten seiner Ganglienzellen auf. Von diesen aus zieht die Temperaturbahn dann weiter zentralwärts, um in bestimmte Gebiete der Großhirnrinde auszustrahlen. Leider können wir nicht genau angeben, welche Anteile davon das Temperaturempfindungszentrum darstellen, und noch weniger vermögen wir infolgedessen das Kalt- und Warmempfindungszentrum zu sondern.

Abb. 259.



Rückenmark. Vordere und hintere Wurzel. Spinalganglion und gemischter Nerv. (Nach *Edinger*.)

Wegleitend für die Verfolgung der Temperaturbahn beim Menschen sind Ausfallserscheinungen bestimmter Art, die im Anschluß an Herderkrankungen auftreten. Leider ist die Zahl jener Fälle, bei denen die Ausdehnung der Zerstörungen klein und die auftretende Störung auf wenige Bahnen und Zentren beschränkt war, und die außerdem sorgfältig beobachtet und nach dem Tode in Hinsicht auf die stattgefundenen Veränderungen gründlich untersucht worden sind, sehr gering. Immerhin verfügen wir über Beobachtungen von Temperatursinnstörungen bei Vorhandensein von Herden bzw. Verletzungen der Seitenstränge[3]). Infolge der Kreuzung der Temperaturbahn im Rückenmark wird eine in der rechten Rückenmarkshälfte vorhandene Störung sich auf der linken Körperseite

[1]) Nach der Meinung vieler Autoren verlaufen auch im Vorderstrang (Bereich des *Gowers*schen Bündels) Temperaturbahnen, doch ist das nicht eindeutig erwiesen. Vgl. hierzu *Gowers:* Brit. med. j. 696 (1877). — *Oppenheim:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 1 (1899). — *Petrén:* Skand. Arch. f. Physiol. **13**. 9 (1902). — *Schlesinger:* Die Syringomyelie. 2. Aufl. Leipzig-Wien 1902. — [2]) Nach Ansicht mancher Forscher erleidet die Temperaturbahn bevor sie den Thalamus erreicht eine oder mehrere Unterbrechungen; vgl. *Ziehen:* Anatomie des Rückenmarks. Gustav Fischer, Jena 1899. — *Kohnstamm:* Deutsche med. Wochenschr. 1903. — *Rothmann:* Berliner klin. Wochenschrift. 1905. — [3]) Vgl. u. a. *Henneberg:* Arch. f. Psychiatr. **33**. Heft 3 (1902). — *F. E. Mai:* Ebenda. **38**. 182 (1904).

auswirken. Von besonderem Interesse ist, daß Fälle bekannt sind, bei denen nur die Auslösung der Kaltempfindung oder diejenige der Warmempfindung gestört war. Auch bei Störungen, die das Thalamusgebiet[1]), ferner das des hintersten Teiles der inneren Kapsel betreffen, sind Ausfallserscheinungen im Gebiete des Temperatursinnes beobachtet. Endlich wissen wir, daß alle sensiblen Bahnen die von der Haut und den tiefer gelegenen Geweben (Muskeln usw.) ausgehen und durch die hinteren Wurzeln dem Rückenmark zugeführt werden, schließlich mit Ganglienzellen in Beziehung treten, die in der Rinde der hinteren Zentralwindung enthalten sind. Hier finden sich die Empfindungsfelder für die erwähnten Sinnesorgane, und außerdem müssen auch Zentren für Erinnerungen vorhanden sein. Eine Topographie des erwähnten Gebietes nach den einzelnen Sinnesempfindungen, -wahrnehmungen und gar nach den Erinnerungsinhalten ist zurzeit nicht möglich und vielleicht überhaupt nicht durchführbar, weil ungezählte Beziehungen von allen Stellen zu vielen anderen Arten von Empfindungs-usw.-zentren vorhanden sind. Der Begriff Zentrum darf nicht zu schematisch gefaßt werden. Wir dürfen unter ihm nicht eine eng und scharf begrenzte Stelle der Großhirnrinde oder eines anderen Teiles des Zentralnervensystems vermuten. Erwähnt sei noch, daß manche Forscher auch die vordere Zentralwindung[2]), ferner die obere Lippe des Gyrus fornicatus im Bereich des Lobulus paracentralis in Beziehung zu den genannten Sinnesorganen und -bahnen gebracht haben; ja es ist sogar aus einer Beobachtung erschlossen worden, daß insbesondere Temperatur- und Schmerzsinn ihre zugehörigen kortikalen Zentren im vordersten Teil des Parietallappens haben sollen[3]).

Nachdem wir den der Vermittlung von Temperaturempfindungen dienenden Apparat, soweit unsere augenblicklichen Kenntnisse reichen, von der Sinneszelle an bis zur zugehörigen Großhirnrindenstelle, kennen gelernt haben, wollen wir uns nunmehr der wichtigen Frage nach der Art des adäquaten Reizes sowohl für diejenigen Zellen, die die Kaltempfindung auslösen, als für jene, die im Dienste der Vermittlung der Warmempfindung stehen, zuwenden. Wir wollen uns auch hier zunächst nach Beobachtungen umsehen, die uns als Stütze für eine bestimmte Anschauung für das Zustandekommen einer Temperaturempfindung dienen können. Wir brauchen uns nur die Frage vorzulegen, ob wir in diesem Augenblicke eine bestimmte Temperatur empfinden, um sofort eine Eigenschaft von grundlegender Bedeutung des Temperatursinnes zu erkennen. Sie ist dahin zu beantworten, daß wir weder warm noch kalt empfinden, obwohl unser Körper, insbesondere die Haut, einer bestimmten Temperatur ausgesetzt ist. Die letztere, die Trägerin jener Sinneszellen, welche die Temperaturempfindungen vermitteln, ist nach außen von Luft und nach innen von Geweben begrenzt. Fortwährend wird der Haut Blut zugeführt. Dadurch bildet sich in ihr ein bestimmtes Temperaturniveau aus, das bei gleicher Außentemperatur in gewissem Sinne die Resultante zwischen der durch die beständige Blutzufuhr vermittelten Wärme

---

[1]) Vgl. z. B. *Long:* Voies centrales de la sensibilité générale Paris 1899. — [2]) Vgl. hierzu die Beobachtungen an Hunden, denen motorische Rindenfelder weggenommen waren, von *Max Dessoir:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 525 (1893). — [3]) *Hoppe:* J. of mental and nerv diseases. Mai 1904. — Vgl. dazu auch *Knapp:* Münch. med. Wschr. Nr. 4 (1904). — *K. Schaffer:* Neurol. Zbl. 589 (1905).

und der von außen auf sie einwirkenden darstellt. Wir wissen weiterhin, daß unsere Haut in keinem Augenblick an allen Körperstellen die gleiche Temperatur aufweist. Die von Wäsche- und Kleidungsstücken bedeckten Hautteile sind wärmer als die unbedeckten. Trotz alledem haben wir keine Temperaturempfindung.

Sobald nun die von außen auf die Haut einwirkende Temperatur ein Gefälle zeigt, sei es im Sinne einer Zu- oder Abnahme, dann tritt, falls die dadurch bewirkte Änderung der Hauttemperatur einen ausreichenden Größengrad aufweist[1]), Temperaturempfindung ein. Wir empfinden die Abkühlung bzw. die Erwärmung. Nach kurzer Zeit ist die Temperaturempfindung wieder verschwunden, um erst dann wieder zur Geltung zu kommen, wenn wiederum eine Änderung der Hauttemperatur — in der Regel durch eine solche der Außentemperatur verursacht — auftritt. Wir können nun diese Beobachtungen erweitern, indem wir z. B. folgenden Versuch anstellen: Wir tauchen die rechte Hand in Wasser von etwa 10 Grad und die linke in solches von etwa 40 Grad. Nach einiger Zeit stecken wir beide Hände in Wasser von 25 Grad. Wir machen nun folgende Wahrnehmung. Von der rechten Hand aus wird eine Warm- und von der linken eine Kaltempfindung ausgelöst. Nach einiger Zeit sind beiderlei Temperaturempfindungen ausgelöscht.

Wir entnehmen aus den geschilderten Beobachtungen und namentlich aus dem Umstande des raschen Verklingens von Temperaturempfindungen, daß die in Frage kommenden Sinnesorgane in hohem Grade ein Adaptationsvermögen besitzen. Man hat jene Temperatur der Haut, von der aus keine Erregung ausgelöst wird, Indifferenztemperatur genannt. Sie umfaßt nicht eine gegebene, ein für allemal festgelegte Temperatur — eine Art von konstanter Nullinie, vielmehr stellt sie sich je nach den vorhandenen Bedingungen bei verschiedenen „objektiven" Temperaturgraden ein. Zunächst ist zu bemerken, daß von ihr aus die Hauttemperatur, wie wir noch erfahren werden, steigen und fallen kann, ohne daß es zur Auslösung einer entsprechenden Empfindung kommt. Man hat deshalb auch von einer Indifferenzbreite[2]) gesprochen. Es ist von Interesse, daß sie in ein und demselben Augenblick an verschiedenen Körperteilen verschieden sein kann. Es sei an die Tatsache erinnert, daß bedeckte und unbedeckte Körperstellen gleichzeitig so eingestellt sein können, daß trotz bestehender Unterschiede in der Hauttemperatur jede Temperaturempfindung fehlt. Erfolgt von der Indifferenztemperatur aus ein ausreichendes und genügend rasches Ansteigen der Hauttemperatur, dann erfolgt Warmempfindung; fällt sie von jener aus, dann kommt es zur Kaltempfindung. Es sei gleich hier hervorgehoben, daß zur Hervorbringung einer Erregung der die Temperaturempfindung vermittelnden Sinneszellen die Änderung der Hauttemperatur eine gewisse Größe haben muß. Es gelingt, sie durch allmähliches Ansteigenlassen (etwa 0·1—0·2° in der Minute)[3]) weitgehend zu erhöhen, ohne daß es zur Auslösung einer Temperaturempfindung kommt. Es rührt dies daher, daß die jeweilige Adaptation mit der Temperaturzunahme Schritt hält. Daß der durch die Änderung der Temperatur hervorgerufene Reiz eine gewisse Größe haben muß, um wirksam zu werden, ist nach

[1]) Vgl. hierzu *E. Gertz:* Psykfysiska undersökning. usw. Lund 1918. — [2]) *Leegaard:* Norsk magaz. for Laegevidensk. **4**. (4). 811 (1889). — [3]) Vgl. hierzu *Elof Gertz:* Z. f. Psychol. und Physiol. der Sinnesorgane. **52**. 1 (1921).

alledem, was wir bis jetzt über die Auslösung von wirkungsvollen Erregungen bei Sinnesorganen kennen gelernt haben, selbstverständlich. Was nun die Reizschwelle anbetrifft, so lassen sich für sie keine allgemein zutreffenden Werte angeben. Sie ist in ihrer Größe von verschiedenen Momenten abhängig. Einmal kommt die Indifferenztemperatur, von der ausgegangen wird, in Betracht. Ferner ist die beeinflußte Hautfläche von Bedeutung. Flächenreize haben eine tiefere Schwelle als punktförmige [1]). Schon *E. H. Weber* [2]) hatte beobachtet, daß die Intensität der Empfindung von der Größe der gereizten Fläche abhängt. Taucht man die ganze Hand in Wasser von 29·5° C, so erscheint dieses wärmer, als wenn in solches von 32° nur ein Finger eingetaucht wird. Bei derartigen Vergleichen darf nicht übersehen werden, daß, wie schon aus den S. 499 ff. mitgeteilten Befunden über die Verbreitung der Warmpunkte auf der Körperoberfläche hervorgeht, die einzelnen Körperstellen in ganz verschiedenem Maße zur Auslösung einer Warmempfindung geeignet sind. Man kann in dieser Hinsicht die gesamte Haut des Körpers in Bezirke verschiedener „Empfindlichkeit" für Temperaturreize einteilen [3]). Der Umstand der nicht gleichmäßigen Versorgung der Haut mit Temperatursinnesorganen macht sich auch bei der Prüfung der Unterschiedsschwelle bemerkbar. Von großer Bedeutung für ihre Größe ist der augenblickliche Adaptationszustand der Haut. Sie hat ihren kleinsten Wert bei Temperaturen, die der normalen Hauttemperatur gleichkommen. Die feinste Unterschiedsempfindlichkeit ist auf einen engen Temperaturbereich von 28° beschränkt. Am Daumenballen ließen sich bei keiner Temperatur Unterschiede von weniger als 0·5—0·6° erkennen [4]). Die kleinste Wärmemenge, deren Entziehung Kälteempfindung erregt, ist zu 2·4 Mikrokalorien (etwa 1 Erg) festgestellt worden [5]). Die optimale Darbietung der Temperaturreize beträgt 0·8—1·3 Sekunden.

Wir müssen noch zum Ausdruck bringen, daß es für das Zustandekommen einer Kalt- oder Warmempfindung gleichgültig ist, in welcher Art und Weise die Hauttemperatur verändert wird. Wir können die Wärmestrahlung z. B. durch Bedecken oder Entblößen einer Körperstelle oder die Wärmeleitung durch Berührung der Haut mit Stoffen von anderer Wärmekapazität und Wärmeleitung beeinflussen. Auch durch Verdunstung oder durch Beeinflussung der Blutzufuhr (Abschnüren einer Gliedmaße) kann die Hauttemperatur verändert werden. In allen Fällen kommt es zu einem Erfolg, falls der Abfall der Hauttemperatur oder ihr Ansteigen groß genug ist, um als Reiz zu wirken.

Betrachten wir nunmehr die Adaptation etwas genauer. Die Erfahrung zeigt, daß sie Grenzen haben muß, denn wir können Kälte- oder Wärmegraden ausgesetzt sein, die in uns dauernd die Empfindung warm oder kalt auslösen. Es ist versucht worden, die untere und obere Grenze jener Temperaturen festzustellen, innerhalb derer es zu einer Einstellung der Temperatursinnesorgane kommt, d. h. diese in einen Zustand übergeführt

---

[1]) *A. Goldscheider:* Zeitschr. f. klin. Med. **74**. Heft 3/4 (1911). — [2]) *E. H. Weber:* *Wagners* Handwörterbuch. **3**. (2). 553 (1846). — [3]) Vgl. hierzu *Weber:* l. c. — *Nothnagel:* Deutsches Arch. f. klin. Med. **2**. 284 (1867). — *A. Goldscheider:* Arch. f. Psychiatr. u. Nervenkr. **18**. 659 (1887). — Vgl. auch *Veress: Pflügers* Arch. **89**. 1 (1902). — *Elo* und *Nikula:* Skand. A. f. Physiol. **24**. 226 (1911). — [4]) Vgl. *August Pütter:* Z. f. Biol. **74**. 237 (1922). — Vgl. ferner *E. H. Weber:* *Wagners* Handwörterbuch. **3**. (2). 544 (1846): Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 152 (1835). — [5]) *L. F. Barker:* Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **8**. 348 (1895).

werden, der zu keiner Auslösung einer Empfindung führt. *Hering*[1]) hat ihn ihren physiologischen Nullpunkt genannt. Es ist nun gar nicht so einfach, das Problem der Adaptationsgrenzen zu lösen. Wir sind an subjektive Urteile gebunden. Führt man Versuche über die Anpassung des Temperatursinnapparates an eine bestimmte Temperatur durch, dann erlebt man es häufig, daß das Aufhören einer Temperaturempfindung angegeben wird. Im nächsten Augenblick wird das eben abgegebene Urteil als doch nicht ganz zutreffend widerrufen. Man erkennt ferner, daß die Einstellung bei verschiedenen Temperaturen und von verschiedenen Körperstellen aus verschieden rasch erfolgt. Ein „objektiveres" Kennzeichen als die einfache Angabe, „keine Temperaturwahrnehmung zu haben", ist das folgende[2]). Ist Adaptation erfolgt, dann darf keine Temperatur die tiefer als die Indifferenztemperatur liegt, Warmempfindung und keine, die höher als jene ist, eine Kaltempfindung auslösen. Es konnte auf diesem Wege gezeigt werden, daß die Temperatursinnesorgane sich sicher bis zu einer Temperatur von 16° herab anpassen. Von da an abwärts ist die Möglichkeit einer vollständigen Adaptation fraglich und von 12° an sicher unmöglich. Die obere Temperaturgrenze liegt bei 41—42° C. Die obere Grenze für Kaltempfindung liegt bei 38—40° und die untere für Warmempfindung bei etwa 10° C, d. h. von jenen Temperaturen aus können wir durch Herabsetzung bzw. Erhöhung noch eine entsprechende Temperaturempfindung hervorbringen. Es ist von großem Interesse, daß die erwähnten Grenzen der reinen Temperaturempfindung durch das Auftreten von Schmerzempfindung ausgezeichnet sind.

In diesem Zusammenhange sei darauf hingewiesen, daß wir im praktischen Leben nicht nur kalt und warm unterscheiden, wir sprechen vielmehr von kalt, kühl, lau, warm und heiß. Darüber hinaus kennen wir die Empfindungen schneidend- oder beißend-kalt und ferner brennend-heiß. Bei diesen liegt ohne Zweifel eine gemischte Empfindung vor. In beiden Fällen haben wir neben der Erregung von Kalt- bzw. Warmsinneszellen noch eine solche von Bahnen, die der Vermittlung der Schmerzempfindung dienen. Bei der Empfindung brennend-heiß kommt noch eine weitere Empfindung hinzu. Die Beurteilung der Empfindung heiß verursacht uns Schwierigkeiten. Besonders dann, wenn z. B. Wasser von höherer Temperatur auf eine größere Hautfläche einwirkt, ist es oft schwer, auszusagen, ob Kalt- oder Warmempfindung vorhanden ist. Es wird angenommen, daß der Empfindung heiß bei Einwirkung höherer Temperaturen neben der Erregung der Warmsinneszellen zugleich eine solche der Kaltsinneszellen zugrunde liegt[3]). Empfinden wir brennend-heiß, so tritt noch Schmerzempfindung hinzu. Für die erwähnte Auffassung der Komplexnatur der Empfindung heiß spricht der Umstand, daß an Stellen, an denen die Kaltpunkte fehlen, die Auslösung jener Empfindung nicht zustande kommt. Ferner ist der Nachweis geglückt, daß ein starker Wärmereiz von Orten aus, denen Warmpunkte fehlen, während Kaltpunkte vor-

---

[1]) *Hering:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., math.-physikal. Kl., Wien. **75**. (3). 101 (1877). — [2]) *Elof Gertz:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **52**. 118 (1922). — [3]) *S. Alrutz:* Skand. A. f. Physiol. **10**. 340 (1900); Zeitschrift f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **42**. 161 (1908). — *Thunberg:* Skand. Arch. f. Physiol. **11**. 382 (1901). — *Hacker:* Z. f. Biol. **61**. 240 (1913). — Vgl. auch *A. Goldscheider* und *H. Hahn: Pflügers* Arch. **206**. 323 (1924).

handen sind, zur Kaltempfindung führt. Die Feststellung, wonach es möglich ist, von Kaltpunkten aus durch Einwirkung von Wärme eine Erregung auszulösen, die entsprechend dem zugehörigen Empfindungzentrum zu einer Kaltempfindung führt, ist von großer Bedeutung für die Auffassung des ganzen Vorganges, der der Vermittlung bestimmter Temperaturempfindungen von den zugehörigen Sinneszellen aus zugrunde liegt. Man hat in jenen Fällen, in denen die Qualität der Empfindung nicht im Einklang mit dem auf Grund des einwirkenden Reizes zu erwartenden Erfolge steht, von einer paradoxen Temperaturempfindung gesprochen[1]). Während eine paradoxe Kaltempfindung allgemein anerkannt ist, ist das, wie schon S. 494 erwähnt, für die entsprechende Warmempfindung nicht der Fall[2]). Zur Hervorrufung der paradoxen Kaltempfindung ist eine Temperatur notwendig, die mindestens 12—15° über dem Indifferenzpunkt liegt.

Bevor wir den Versuch unternehmen, eine Erklärung für das Ansprechen der Kalt- bzw. Warmsinnesorgane je nach der eingetretenen Änderung der Hauttemperatur zu geben und den Adaptationszustand in seinem Wesen klar zu stellen, wollen wir noch weiterer Erscheinungen Erwähnung tun, die geeignet sind, erkennen zu lassen, daß die Vorgänge, die zur Auslösung von Temperaturempfindungen führen, nicht einfacher Natur sein können. Zunächst muß hervorgehoben werden, daß auch dann eine Adaptation zustande kommt, wenn die Blutzufuhr unterbunden ist. Damit scheidet die nahe liegende Annahme, daß bei stattfindenden Änderungen der Hauttemperatur infolge von Einwirkungen von außen durch Regelung des Blutkreislaufes in jenem Hautgebiet ein Ausgleich geschaffen wird, aus. Ferner ist beobachtet, daß, wenn man ein kaltes Metallstück etwa 30 Sekunden lang gegen die Stirnhaut drückt, darnach während etwa 20 Sekunden eine ausgesprochene Kaltnachempfindung auftritt und das, obschon die Hauttemperatur an der betreffenden Stelle ansteigt[3]). Taucht man einen Unterarm in Wasser von 15° und wartet dann ab, bis die anfangs lebhafte Kälteempfindung, aufhört, was etwa nach 7 bis 10 Minuten der Fall ist, und verhindert man nunmehr das Einströmen von Blut in die Gliedmaße durch Abschnürung des Oberarmes, so zeigen sich folgende Erscheinungen, nachdem der Arm aus dem Wasser entfernt und rasch abgetrocknet worden ist[4]). Es erfolgt eine geringe Warmempfindung, die sobald man dem Blute den Zutritt zum Unterarme wieder gestattet, in eine intensive Kälteempfindung übergeht. Wir würden, wenn wir voraussagen müßten, was für eine Temperaturempfindung zu erwarten sei, erklären, daß mit dem warmen Blute und der mit seinem Eindringen in die bis dahin von ihm abgesperrten Gewebe verbundenen Temperaturzunahme eine Warmempfindung ausgelöst werde.

---

[1]) *A. Lehmann:* Die Hauptgesetze des menschlichen Gefühlslebens. 35 (1892). — *Ad. Strümpell:* Deutsches Archiv für klinische Medizin. **82**. 52 (1881). — *M. v. Frey:* Berichte der Gesellschaft der Wissenschaften, Leipzig. **47**. 172 (1895). — *S. Alrutz:* Skand. A. f. Physiol. **7**. 333 (1897). — *Th. Thunberg:* Ebenda. **11**. 382, 391 (1901). — *E. Veress: Pflüger*s Arch. **89**. 33 (1902). — [2]) *Fr. Hacker:* Z. f. Biol. **61**. 231 (1913). — *A. Goldscheider* u. *H. Hahn: Pflüger*s Arch. **206**. 321 (1924). — *Hermann Rein:* Z. f. Biol. **81**. 189 (1924). — Vgl. auch *E. Rubin:* Z. f. Sinnesphysiol. **46**. 388 (1912). — *A. Goldscheider:* Z. f. klin. Med. **75**. 1 (1912). — *Mario Ponzo:* Arch. f. d. gesamte Psychol. **14**. 385 (1909). — *Baglioni* und *Pilotti:* Zbl. f. Physiol. **23**. 869 (1909). — *U. Ebbecke: Pflüger*s Arch. **169**. 427 (1917). — [3]) *E. H. Weber: Wagner*s Handwörterb. **3**. 549 (1846). — [4]) *U. Ebbecke: Pflüger*s Arch. **169**. 395 (1917).

Wir haben mit voller Absicht, alle für die Aufstellung einer Theorie des Zustandekommens der Auslösung von Temperaturempfindungen in Betracht kommenden Beobachtungen vorausgeschickt, weil sie den Prüfstein für deren Verwendbarkeit abgeben[1]). Wir stehen hier vor der gleichen Schwierigkeit, wie beim Geruchs- und Geschmackssinn, und zwar insofern, als wir das Wesen jenes Vorganges, der zur Reizauslösung führt, nicht kennen. Ist es die Wärmenergie selbst, die in den Sinneszellen zu Zustandsänderungen führt, die den Erregungsvorgang bedingen, oder ist ihr Einfluß ein indirekter? Sicherlich handelt sich auch bei diesem Sinnesorgan um Verschiebungen von Gleichgewichten, deren Ausgleich zum indifferenten Zustand zurückführt. Die einfachste Annahme für das Auftreten bestimmter Temperaturempfindungen, je nachdem die Hauttemperatur von der Indifferenztemperatur aus ansteigt oder fällt, ist die, daß im ersteren Fall die Warmsinneszellen erregt werden und im zweiten die Kaltsinneszellen. Man müßte zunächst zur Erklärung der paradoxen Temperaturempfindungen und insbesondere der eindeutig festgestellten paradoxen Kaltempfindung nach Wärmereiz die Annahme machen, daß unter besonderen Bedingungen die Kaltsinneszellen durch diesen erregt werden können. Es verbleibt dann noch die erwähnte „Kaltnachempfindung" zu erklären. Ist sie zentral bedingt und bedeutet sie das Andauern eines bestimmten Zustandes im entsprechenden Empfindungszentrum, oder aber sind periphere Ursachen für sie vorhanden? Es läßt sich diese Frage zur Zeit nicht entscheiden[2]).

Ebbecke[3]) ist unter Annahme einer Anordnung der Kalt- und Warmsinneszellen in räumlich getrennten Schichten der Haut zu folgender Vorstellung der Auslösung von Erregungen in diesen gekommen. Maßgebend für diese ist nach seiner Meinung nicht das Steigen oder Sinken der Hauttemperatur und auch nicht ihr Abstand vom physiologischen Nullpunkt (vgl. hierzu S. 507), vielmehr ist der Unterschied zwischen den zu beiden Seiten der Sinneszellreihen bestehenden Temperaturen entscheidend, d. h. die Kaltempfindung wird durch einen Temperaturunterschied in der Hautschicht an der Grenze von Epidermis und Kutis (das ist der Ort, an dem sich die Kaltsinneszellen befinden), Warmempfindung durch einen solchen in der Hautschicht an der Grenze von Kutis und Subkutis (Sitz der Warmsinneszellen) ausgelöst. Entscheidend ist die ungleichmäßige polare Erwärmung oder Abkühlung der *Ruffini*schen Körperchen bzw. *Krause*schen Endkolben. Hierbei ist die Richtung des Temperaturgefälles gleichgültig Es kommt nur auf die oberflächlichere oder tiefere Lage des größten Temperaturunterschiedes an. Im ersteren Fall kommt es zur Kalt-, im letzteren zur Warmempfindung. Von diesen Vorstellungen aus erklärt sich z. B. die Auslösung der paradoxen Kaltempfindung, wie folgt. Es sind starke, unausgeglichene Temperaturunterschiede zwischen Oberhaut und ihrer Unterlage vorhanden. Betroffen sind davon die Kaltsinnesorgane.

---

[1]) Vgl. hierzu *E. H. Weber: Wagner*s Handwörterb. **3**. 549 (1846). — *Vierordt:* Grundriß der Physiologie. 1877. — *E. Hering:* Sitzungsber. d. Akademie d. Wissensch., math.-physik. Kl. **3**. 101 (1877). — Vgl. auch *Head, Rivers* u. *Sherren:* Brain. **28**. 99 (1905). — *Trotter* und *Davies:* J. of physiol. **38**. 134 (1909); J. of psychol. **20**. Erg.-Heft. 102 (1913). — *Hacker:* Z. f. Biol. **61**. 231 (1913). — Vgl. weitere Literatur und Erörterungen über verschiedene Ansichten bei *Elof Gertz:* Z. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **52**. 1, 105 (1921). — [2]) Vgl. *A. Goldscheider* und *H. Hahn: Pflüger*s Arch. **206**. 337 (1924). — [3]) *U. Ebbecke:* l. c., S. 508, Zitat 4.

Es muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, zu prüfen, ob die erwähnten Ansichten über das die Erregung in den Temperatursinnesorganen auslösende Moment zutreffend sind. Wir möchten nur auf einen Punkt hinweisen. Sowohl die paradoxe Kaltempfindung, als die zunächst überraschenden Beobachtungen beim Einströmen von Blut in einen Körperteil, der abgekühlt und von seinem Zufluß abgesperrt war, wie endlich auch Versuche über den Einfluß von subkutaner Einspritzung von verschieden warmen Flüssigkeiten, stellen Prüfungen des Temperatursinnes unter Bedingungen dar, wie sie in der Natur kaum je vorkommen. Man muß in allen solchen Fällen der Frage nachgehen, ob durch derartige Versuche Funktionen zur Enthüllung kommen, die sich unter normalen Verhältnissen im Getriebe all des übrigen unmittelbar in einander eingreifenden Geschehens nicht klar genug herausheben oder aber, ob Erscheinungen zutage treten, die nicht normalen Verhältnissen ihr Auftreten verdanken. Es sei ferner daran erinnert, daß wir bei der Erörterung des Geruchs- und Geschmackssinnes auf Empfindungen gestoßen sind, die durch das Zusammenwirken verschiedener Sinnesorgane zustandekommen. Bald sind diese gemischten Empfindungen in ihre Teilempfindungen zerlegbar, bald ist das nicht der Fall. Sollten nicht auch bei den Temperaturempfindungen derartige Momente eine Rolle spielen können? Nun haben wir bereits erfahren, daß beim Zusammenklingen von Kalt- und Warmempfindungen die Empfindung heiß entsteht, und wenn gar noch Schmerzempfindung hinzutritt, dann kommt es zu einer weiteren Veränderung der Gesamtempfindung. Es sei ferner darauf hingewiesen, daß schon *H. v. Helmholtz*[1]) die Idee ausgesprochen hat, die Empfindung der Nässe entstehe durch das Zusammenwirken von Druck- und Kaltreiz. Es ist fraglich, ob die Betrachtung des Temperatursinnes vom Gesichtspunkt einer scharfen Trennung von Kalt- und Warmsinn den bestehenden Verhältnissen vollkommen gerecht wird. Gewiß sind bestimmte Perzeptionsorgane, Nervenbahnen und Zentren für jeden dieser Sinne vorhanden, jedoch ist es leicht möglich, daß sie viel öfter, als es nach den obigen Darstellungen erscheint, zusammen beteiligt sind[2]). In diesem Zusammenhange interessiert uns ganz besonders, daß Erscheinungen festgestellt sind, die den Beobachtungen über Simultankontrast (vgl. S. 167) an die Seite gestellt werden können[3]). So wurde beobachtet, daß nach dem Aufsetzen eines warmen Ringes auf die Haut ein vorher als indifferent empfundener Taster kalt und nach Anbringen eines kalten Ringes als warm empfunden wurde.

Wir dürfen auch nicht übersehen, daß die Temperaturempfindungen nicht für sich bestehen, vielmehr stehen die entsprechenden Zentren mit anderen durch Assoziationsbahnen in Beziehung. Extreme Temperaturen erzeugen unangenehme Gefühle. Wir empfinden ferner Frost und Schwüle. Gewiß liegen auch hier Mischempfindungen in ihren ganzen Auswirkungen vor.

Zum Schlusse wollen wir noch dreier Probleme gedenken, die von allgemeinerem Interesse sind. Das eine betrifft die Frage, wieviele Temperaturreize in der Zeiteinheit noch als getrennt wahrgenommen werden können, bzw.

---

[1]) *H. v. Helmholtz:* Handb. d. physiol. Optik. 3. Aufl. 3. 19 (1910). — [2]) Vgl. zu diesen Problemen auch *U. Ebbecke:* l. c. S. 508, Zitat 4. — [3]) *A. v. Tschermak: Pflügers* Arch. 122. 98 (1908). — Vgl. auch *Holm:* Skand. Arch. f. Physiol. 14. 242 (1903).

wann kommt es zu ihrer Verschmelzung zu einer kontinuierlichen Warm-, bzw. Kaltempfindung. Es ist von großem Interesse, daß die gefundenen Werte diejenigen bei anderen Sinnesorganen ganz wesentlich übersteigen. So konnte an der Volarseite des Unterarmes bei gleicher Reiz- und Pausenlänge bei einer durchschnittlichen Periodendauer von 0·448 Sekunden der Einzelreiz noch unterschieden werden. Bei einer solchen von 0·400 Sekunden tritt Verschmelzung ein[1]). Kaltempfindungen verschmolzen, vom Arm aus ausgelöst, bei einer Periodendauer von 0·53 und einer Pause von 0·25 Sekunden[2]). Zum Vergleich sei angeführt, daß Lichtreize[3]) bei einer Frequenz von 24—30 Reizen in der Sekunde zur Verschmelzung gelangen. Für Schallreize[4]) ist beobachtet, daß für den Ton *e* (256 Schwingungen) die getrennte Wahrnehmung bei einem reizfreien Intervall von $^1/_{74\cdot4}$ Sekunde aufhört. Für tiefere Töne muß das Intervall länger, für höhere kürzer sein. Für mechanische Berührungsreize[5]) ist für den Arm bei einer Frequenz von 300—600 Reizen in der Sekunde Verschmelzung beobachtet.

Erwähnt sei noch, daß sich die Beobachtungen, die an Kalt- und Warmsinnesorganen gemacht worden sind, nicht ohne Weiteres vergleichen lassen. Vor allem hält es schwer, die beiden Sinnesorgane mit der gleichen Reizintensität zu treffen. Der Umstand, daß zur Erregung der Warmsinneszellen größere Energiemengen erforderlich sind als zur Auslösung einer Empfindung von den Kaltsinneszellen aus, beruht offenbar darauf, daß die letzteren im Gegensatze zu den ersteren oberflächlich liegen. Es gelangt eine bestimmte Reizintensität, die der Oberfläche der Haut übergeben wird, nicht in ihrem vollen Umfange bis zu den in der Tiefe liegenden Wärmesinneszellen[6]).

Weitere Fragestellungen betreffen das Lokalisationsvermögen von Warm- und Kaltreizen und ferner die Beziehungen des Temperatursinnes zur Raumwahrnehmung. Eine exakte Untersuchung der Lokalisierung von Kalt- und Warmempfindungen war erst möglich, nachdem erkannt war, daß der Temperatursinn über zwei verschiedene Sinnesorgane mit all ihrem Zubehör verfügt[7]). Es zeigte sich, daß beim Aufsetzen einer kalten Thermode auf einen Kaltpunkt und beim Berühren eines Warmpunktes mit einer warmen Thermode die Örtlichkeit der Reizstellen mit Sicherheit angegeben werden kann, vorausgesetzt, daß die beiden Stellen nicht zu nahe aneinander liegen. Man hat den Bezirk, von dem aus die durch zwei Reize ausgelösten Erregungen zu einer einzigen Empfindung verschmelzen, Empfindungskreis genannt. Die Werte selbst, die den Abstand der Reizstellen angeben, bezeichnet man auch als Raumschwellen. Sie sind für Warm- und Kaltreize erst dann bestimmter, wenn eine längere Übung vorausgegangen ist. Die Bestimmung der Raum-

---

[1]) *Fritz Kastorf:* Z. f. Biol. **71**. 1 (1920). — Vgl. auch *Basler: Pflügers* Arch. **151**. 226 (1913). — [2]) *Adolf Basler: Pflügers* Arch. **151**. 226 (1913). — [3]) *H. v. Helmholtz:* Handl. d. physiol. Optik. 3. Aufl. **2**. 180 (1911). — Vgl. auch *E. G. Baader:* In.-Diss. Freiburg 1891. — [4]) *Mayer:* Americ. j. of science (3). **47**. 1, 283 (1894). — [5]) *R. Schwaner:* In.-Diss. Marburg 1890. — [6]) Vgl. hierzu *M. v. Frey:* Verhandl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-physik. Kl. **47**. 166 (183) (1895). — *S. Alrutz:* Skand. Arch. f. Physiol. **7**. 321 (1897). — *T. Thunberg:* Ebenda. **11**. 382 (1901). — [7]) *M. Ponzo:* Arch. ital. de biol. **60**. 218 (1913). — *E. v. Skramlik:* Z. f. Sinnesphysiol. **56**. 69 (1924). — Vgl. frühere Untersuchungen: *J. N. Czermak:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-physik. Kl. **15**. 500 (1855). — *Rauber:* Zbl. f. d. med. Wissensch. 1869. — *F. Klug:* Arbeiten aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig. **11**. 168 (1876).

schwellen bei verschiedenen Personen ergab, daß individuelle und ferner örtliche Unterschiede zu verzeichnen sind. Die folgende Tabelle gibt Ergebnisse solcher Versuche wieder[1]):

Ort	Versuchsperson	Längsrichtung		Querrichtung	
		distal warm	distal kalt	medial warm	medial kalt
		proximal kalt	proximal warm	lateral kalt	lateral warm
Handrücken	1	10·0 *mm*	7·0 *mm*	8·0 *mm*	9·0 *mm*
	2	12·0 „	13·0 „	11·0 „	12·0 „
	3	5·0 „	6·5 „	5·0 „	3·5 „
Oberarm	1	14·0 „	13·0 „	7·5 „	8·0 „
	2	21·0 „	19·0 „	14·0 „	16·0 „
	3	11·0 „	11·5 „	7·5 „	6·5 „

Es sind dies Werte die wesentlich niedriger liegen, als diejenigen für die Raumschwellen des Berührungssinnes. Bei den gleichen Versuchspersonen wurden für diese die folgenden Werte gefunden:

Ort	Versuchsperson	Längsrichtung	Querrichtung
Handrücken	1	18·0 *mm*	12·0 *mm*
	2	21·0 „	14·0 „
	3	22·0 „	15·0 „
Oberarm	1	45·0	35·0 „
	2	48·0 „	37·0 „
	3	47·0 „	34·0 „

Bei der Anstellung von Versuchen über den Abstand, bei dem ein Kalt- und Warmreiz eben gerade noch je eine entsprechende Empfindung auslösen, ergab sich, daß es notwendig ist, ihre Örtlichkeit möglichst bald (innerhalb 3—4″) zu beurteilen. Mit der Dauer der Reize tritt Unsicherheit auf. Es kommt auch vor, daß die Empfindung entsteht, als würde die Warm- und Kaltempfindung abwechselnd von dem einen und dann wieder vom anderen Punkt ausgelöst. Ferner kommt es zu Täuschungen in dem Sinne, daß die Richtung, in der beide Reize liegen, richtig angegeben wird, während die Örtlichkeit, an dem der Warm- bzw. Kaltreiz einwirkt, verwechselt wird.

Weitere Beobachtungen über die Raumschwellen haben gezeigt, daß sie von der segmentalen Innervation abhängig sind[2]). Wir werden auf diesen Punkt bei der Besprechung des Berührungs- und Drucksinnes noch eingehend zurückkommen.

Man kann die erwähnten Versuche auf zwei Arten anstellen. Einmal so, wie es bei den oben erwähnten Untersuchungen durchgeführt worden ist; nämlich, indem man die beiden Thermoden gleichzeitig aufsetzt, d. h. beide Reize zugleich einwirken läßt. Streng genommen ist das, wie S. 511 aus-

[1]) Vgl. *E. v. Skramlik:* Z. f. Sinnesphysiol. **56**. 129 (1924). — [2]) *H. Rein* und *H. Strughold:* Z. f. Biol. 82. 553 (1925).

geführt, nicht möglich, weil die Kaltpunkte früher vom Reiz getroffen werden als die Warmpunkte. Man nennt Reize, die gleichzeitig zur Einwirkung kommen, Simultanreize und bezeichnet die mit ihrer Hilfe festgestellten Schwellen entsprechend Simultanschwellen. Es ist dies somit nur eine besondere Bezeichnung für den allgemeineren Begriff der Raumschwellen. Man kann nun die Reize auch nacheinander einwirken lassen — Sukzessivreize — und bestimmt dann die Sukzessivschwellen. Sie sind niedriger als die Simultanschwellen, doch sind die Unterschiede nicht sehr groß, wie die in der folgenden Übersicht dargestellten Ergebnisse derartiger Versuche zeigen [1]):

Ort der Reizausübung: Rechter Oberarm (Volarseite, Mitte).

Versuchsperson	Längsrichtung			
	distal warm		distal kalt	
	proximal kalt		proximal warm	
	simultan	sukzessiv	simultan	sukzessiv
1	14·0 *mm*	5·5 *mm*	13·0 *mm*	6·5 *mm*
3	11·0 „	9·0 „	11·5 „	10·0 „

Versuchsperson	Querrichtung			
	medial warm		medial kalt	
	lateral kalt		lateral warm	
	simultan	sukzessiv	simultan	sukzessiv
1	7·5 *mm*	8·5 *mm*	8·0 *mm*	7·5 *mm*
3	7·5 „	6·0 „	6·5 „	6·0 „

Schließlich sei noch der interessanten Beobachtung gedacht, daß zwei Reize objektiv gleicher Intensität bei ihrer Einwirkung auf zwei gleichartige Temperaturpunkte eine Empfindung hervorrufen, die wesentlich stärker ist, als diejenige, die durch den gleichen Reiz dann entsteht, wenn nur ein Temperaturpunkt gereizt wird [1]). Diese Erscheinung tritt jedoch nur dann auf, wenn die gereizten Temperaturpunkte in einem einheitlichen Innervationsbezirk liegen [2]).

Wir haben schon S. 304 ff. hervorgehoben, daß wir neben einem „Sehraum" einen „Tastraum" kennen, d. h. es vermittelt nicht nur der Lichtsinnapparat Raumvorstellungen, vielmehr sind noch andere Sinne mit ihren zugehörigen Einrichtungen dazu imstande. Wir werden bei der Besprechung des Tastsinnes auf dieses außerordentlich wichtige und interessante Problem zurückkommen. Hier sei nur erwähnt, daß es geglückt ist, zu zeigen, daß auch vom Temperatursinn aus die Auslösung von Empfindungen möglich ist, die zur Raumwahrnehmung in Beziehung stehen [3]).

[1]) *E. v. Skramlik:* l. c. S. 512, Zitat 1. — [2]) *H. Rein* und *H. Strughold:* Z. f. Biol. 82. 553 (1925). — [3]) *Fanny Halpern: Pflügers* Arch. 202. 274 (1924).

Vorlesung 20.

„Schmerzsinn", „Schmerzempfindung" und Schmerzgefühl.

Wir haben der Schmerzempfindung bereits verschiedentlich gedacht. Wir kennen einen Blendungsschmerz, wenn grelles Licht in das Auge fällt und empfinden Schmerz bei schrillen, disharmonischen Einwirkungen auf das Gehörorgan. Wir begegneten der Schmerzempfindung wiederum bei der Besprechung des Geruchs- und Geschmackssinnes, und endlich sprachen wir von ihr, als wir der Empfindungen heiß und schneidend bzw. beißend kalt gedachten. Wir sprachen insbesondere in den letzten Fällen von einer Verschmelzung von Empfindungen, die von verschiedenen Sinnesorganen aus vermittelt werden und erweckten dadurch den Eindruck, als ob der Schmerzsinn mit allen ihm zugehörigen Einrichtungen in Parallele mit den übrigen Sinnen gesetzt werden könne. Wir müssen nunmehr mit allem Nachdruck hervorheben, daß das stark umstritten ist. Auf der einen Seite wird angenommen, daß die Schmerzempfindung von ganz bestimmten Stellen aus zur Auslösung komme, und von diesen die Erregung in einer besonderen Bahn zentripetal geleitet werde, um schließlich an bestimmten Stellen des Zentralnervensystems Vorgänge auszulösen, die uns als Schmerzempfindung zum Bewußtsein kommen[1]). Wir erkennen an dieser Auffassung des ganzen Schmerzsinnesapparates ohne weiteres die Analogie zu allen bisher besprochenen Sinnesorganisationen. Von anderer Seite wird bestritten, daß Schmerz eine Empfindung darstelle[2]) und von wieder anderen Forschern wird zwar von Schmerzempfindungen gesprochen, jedoch werden besondere Perzeptionsstellen und Leitungsbahnen in Abrede gestellt[3]).

Bei genauer Betrachtung des Gesamtproblems des Schmerzes erkennen wir ohne weiteres, daß die Verhältnisse nicht einfach liegen können. Bei allen Sinnesempfindungen, denen wir bisher begegnet sind, hatten wir Beziehungen zur Außenwelt und daneben auch zur Innenwelt vor uns. Vor allen Dingen bestehen bei allen diesen Sinnen bestimmte Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung, und zwar in dem Sinne, daß wir die letztere in Verbindung mit etwas Gegenständlichem bringen. Beim Schmerz ist das nicht der Fall. Wir sagen, die Blume riecht oder der Apfel schmeckt sauer, wir sagen jedoch nicht, das Messer schmerzt! Der Schmerz wird

---

[1]) *M. v. Frey:* Vorlesungen über Physiologie. 3. Aufl. J. Springer, Berlin 1920; Z. f. Biol. **76**. 1 (1922). — [2]) Vgl. z. B. *J. D. Achelis:* Z. f. Sinnesphysiol. **56**. (2). 31 (1924). — *P. A. Hoefer: Pflüger*s Archiv. **205**. 438 (1924). — *A. Goldscheider:* Z. f. Sinnesphysiologie. **57**. (2). 26 (1925). — [3]) *A. Goldscheider:* Das Schmerzproblem. J. Springer, Berlin 1920.

nicht objektiviert[1]). Er ist etwas durchaus Subjektives, in uns Vorhandenes. Wir „fühlen" Schmerzen in diesem oder jenem Organ.

Die Einordnung der Schmerzen in die Reihe der Empfindungen ist neueren Datums. Früher wurden sie den Gefühlen zugeteilt[2]). Darüber kann kein Zweifel sein, daß wir sie den übrigen Empfindungen nicht ohne weiteres an die Seite stellen können. Es darf allerdings nicht verschwiegen werden, daß, wie wir das übrigens oft hervorgehoben haben, auch alle übrigen Empfindungen nicht für sich bestehen. Sie stehen in verschiedenem Umfange und Ausmaße untereinander in Beziehung und sind vor allem mit Gefühlen verknüpft. Welch gewaltigen Einfluß hat doch die Musik auf unser ganzes Innenleben! Das gleiche läßt sich von Lichtempfindungen sagen: Unsere ganze Stimmung wird von der Gestaltung der Umwelt beeinflußt. Weiterhin haben wir Beziehungen, die weit über die Empfindungsvorgänge als solche hinausgehen, auch bei den übrigen Sinnesempfindungen kennen gelernt. Es ist zurzeit unmöglich zu sagen, inwieweit Gefühle, wie Hunger, Durst, Ekel, Ermüdung, Schauder, Schwindel, Kitzel, Wollust, Wohlbefinden, Unbehagen, Unwohlsein usw., von bestimmten Sinnesorganisationen aus eingeleitet und schließlich als Komplex verankert werden. Wir wissen z. B., daß in der Glans penis und der Klitoris eigenartige Sinnesorgane, genannt Wollustkörperchen, vorhanden sind, und man nimmt allgemein an, daß durch deren Reiz ein Erregungsvorgang eingeleitet wird, der zentralwärts geleitet, jenen Empfindungskomplex auslöst, der Wollust genannt wird[3]). Man hat nun zum Ausdruck gebracht, daß es wohl niemandem einfallen werde, auf Grund des Umstandes, daß wir im genannten Falle ein spezifisches Sinnesorgan vor uns haben, und wir ferner die Leitungsbahn für die Weiterleitung der peripher ausgelösten Erregung kennen, und endlich als Erfolg ein bestimmtes sogenanntes Gemeingefühl, nämlich die Wollust auftritt, einen weiteren Sinn zu den bereits abgegrenzten hinzu zu gesellen, etwa als Wollustsinn. Von solchen Überlegungen aus ist bezweifelt worden, ob man den übrigen Sinnen einen Schmerzsinn an die Seite stellen dürfe.

Man könnte die Frage aufwerfen, ob es nicht Übergänge gibt, und zwar in dem Sinne, daß von bestimmten Sinnesorganen Empfindungen ausgelöst werden, die sich unter bestimmten Bedingungen als solche darbieten und sich von Gefühlen loslösen bzw. sich neben diesen abgrenzen lassen, während sie in anderen Fällen mit diesen so eng verknüpft sind, daß eine „Analyse" nicht mehr möglich ist. Wir nehmen z. B. einen Geruch wahr, der Ekel erregt. Wir vermögen die Geruchsempfindung als solche und das Gefühl des Ekels zu trennen. Wir haben Schallempfindungen und können dabei sehr wohl diese selbst gegen die ihnen unter Umständen folgenden Gefühlsbeeinflussungen abgrenzen. Auf der einen Seite haben wir bei den Empfindungen Beziehungen zu einem Objekt, das für ihre Auslösung maßgebend ist und zugleich solche zu Allgemeingefühlen, für die charakteristisch ist, daß jede unmittelbare Beziehung zu einem Objekt der Außenwelt fehlt. Man kann beim Anhören eines Konzertes der Gegenwart ganz entrückt sein. Die Phantasie wird rege. Bestimmte Vorstellungen beherrschen uns. Wir sind freudig erregt, zu Tode betrübt usw. Gefühle lassen uns

[1]) Vgl. hierzu *J. v. Kries:* Allgemeine Sinnesphysiologie. 22 ff. F. C. W. Vogel, Leipzig 1923. — [2]) *E. H. Weber: Wagners* Handwörterbuch. 3 (1846). — [3]) Vgl. hierzu *M. v. Frey:* Z. f. Geburtsh. u. Gynäkol. 87. 256 (1924).

die Klangerzeugung und -übermittlung vergessen. Das Gehörte wird zum inneren Erlebnis. Wir können jedoch in jedem Augenblick die Beziehung zur Außenwelt wieder herstellen. Sollte nicht die Möglichkeit bestehen, daß es Empfindungen gibt, die so eng mit Gefühlen assoziiert sind, daß sie selbst kaum mehr in Erscheinung treten und vor allem von jenen nicht abgegrenzt werden können? Könnte man diese Frage bejahen, dann ergäbe sich eine Einordnung des Schmerzsinnes und der Schmerzempfindungen in Verbindung mit den verschiedenartigen Schmerzgefühlen in ein Grenzgebiet in Gestalt eines Komplexes von Empfindungen und Gefühlen. Bestehen bleibt die wichtige Tatsache, daß die Schmerzempfindungen ein grundsätzlich anderes Verhalten zeigen, als die übrigen Sinnesempfindungen. Sie gehören ohne jeden Zweifel zur Gruppe der Gefühle. Diese werden — auch allgemeiner Gemeingefühle genannt — dadurch charakterisiert, daß wir ihr Auftreten ganz ausschließlich in Beziehung zu unserem Körper selbst bringen. Wir lokalisieren sie in diesen hinein.

Wir befinden uns bei der Schilderung des Schmerzsinnes in einer sehr schwierigen Lage, und zwar nicht etwa deshalb, weil Anschauungen grundsätzlich verschiedener Natur vorliegen[1]) — es ist dies bei vielen Problemen der Fall —, sondern ausschließlich deshalb, weil verschiedene Forscher ein und dieselben Fragestellungen grundsätzlicher Natur an Hand von Reizversuchen verschieden beantworten. Wir sind deshalb genötigt, kurz zu schildern, wieso es kommt, daß einerseits angenommen wird, der Schmerzsinn verfüge über eigene Perzeptionsorgane und eine eigene periphere Leitungsbahn, und andererseits die Vorstellung entwickelt werden konnte, daß das nicht der Fall sei. *M. v. Frey*, der der ersteren Anschauung huldigt und sie im wesentlichen ausgebaut hat, stützt sich auf folgende Beobachtungen[2]). Wird auf die Haut zur Ausübung eines mechanischen Reizes eine Stachelborste aufgesetzt, dann ergeben sich die folgenden Erscheinungen. Die Versuchsperson meldet z. B. keinerlei Wahrnehmung. Sie empfindet nichts. Wird die Borste auf eine andere Hautstelle gesetzt, dann kann es vorkommen, daß eine Berührungsempfindung gemeldet wird. Sie tritt im Augenblick des Aufsetzens der Borste ein und verschwindet sofort wieder. Wir werden später erfahren, daß dieser Befund ganz charakteristisch für kleinflächige, schwellennahe Berührungsreize ist[3]). Wird die Borste abgehoben, dann kann in diesem Augenblick wieder eine Berührungsempfindung erfolgen. Weiterhin kann der Versuchsperson von einer anderen Hautstelle aus eine Empfindung schmerzhafter Art vermittelt werden. Sie gibt an Stechen oder Brennen zu fühlen. Die erstere Bezeichnung wird angewandt, wenn der Schmerz scharf einsetzt und bald wieder abklingt. Erstreckt er sich mehr gleichmäßig über eine längere Zeit, dann wird er als Brennen bezeichnet. Ferner wird auch die Bezeichnung Jucken angewandt. Diese Wahrnehmung bedeutet ganz offenbar ein mildes Brennen, d. h. eine Schmerzempfindung, die gewissermaßen eben anklingt, um bei Steigerung des Reizes in jene des Brennens überzugehen. Was die zeit-

[1]) Über weitere Ansichten, z. B. die Annahme, daß jeder Sinnesnerv Schmerzempfindungen vermitteln kann usw. Vgl. *A. Goldscheider:* Das Schmerzproblem. l. c. 60 ff. — [2]) *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **76**. 1 (1922); vgl. auch Abhandl. der sächs. Gesellsch. der Wissensch. **23**. 241 (1896); Z. f. Biol. **63**. 362 (1913). — *F. Hacker:* Ebenda. **64**. 192 (1914). — [3]) *M. v. Frey:* Ergebnisse der Physiol. **13**. 108 (1913). — *M. v. Frey* und *A. Goldmann:* Z. f. Biol. **65**. 183 (1914).

lichen Verhältnisse anbetrifft, so kann die schmerzhafte Empfindung dann, wenn der Reiz stark genug ist, sofort mit dem Reiz auftreten, oder aber, es vergeht einige Zeit — Bruchteile von Sekunden oder ganze Sekunden —, bis sie in Erscheinung tritt. Man bemerkt in diesen Fällen ein allmähliches Ansteigen der Schmerzempfindung. Es wird ein Maximum erreicht, von dem ab dann ein mehr oder weniger rasches Absinken erfolgt. Endlich ist beobachtet worden, daß sowohl Berührungs- als auch Schmerzempfindungen auftreten können. Es geschieht dies häufig in der Form, daß zunächst die ersteren zur Wahrnehmung kommen. Es folgt dann nach einiger Zeit die Schmerzempfindung. Zwischen beiden Arten von Empfindungen kann eine empfindungsleere Zeitspanne eingelegt sein.

v. Frey hat weiterhin thermische Reize in Gestalt eines durch einen Hohlspiegel entworfenen, scharfen Sonnenbildchens zur Prüfung des Schmerzsinnes angewandt. Es gelang, Schmerzempfindungen ohne jede Kombination mit Berührungsempfindungen auszulösen. Auch mit chemischen Reizen war das möglich. Auch hierbei ließen sich Abstufungen im Grade der Schmerzempfindung nachweisen: Jucken und Brennen. Ferner ist bemerkenswert, daß bei chemischen Reizen zwischen der Einwirkung eines bestimmten Agens, z. B. Eisessig, längere Zeit vergehen kann, bis es zu einem Erfolge kommt. Derartige Beobachtungen sind namentlich auch bei der Anwendung von reizenden Stoffen als Kampfmittel gemacht worden[1]). Es vergingen Stunden, ehe es zur entzündlichen Schwellung der Haut und damit zugleich zur Auslösung von Schmerzen kam.

Endlich ist auch die elektrische Reizung zur Prüfung der Frage, ob es besondere Perzeptionsorgane für die Auslösung von Schmerzempfindungen gibt, angewandt worden[2]). Bei kleinflächiger und schwacher Reizung ließ sich auch bei dieser Reizungsart ein verspätetes Auftreten der Schmerzempfindung feststellen. Ferner wurden Beobachtungen gemacht, die im Sinne einer oberflächlichen Lage der Schmerzsinnesstellen und auch für eine gegenüber anderen Sinnesorganen und vor allem dem Drucksinn gegenüber verminderte Erregbarkeit sprechen. Bei überschwelligen faradischen Reizen beobachtet man zwei Schmerzempfindungen. Einmal eine solche, die unmittelbar mit der Ausübung des Reizes eintritt und eine zweite, später erfolgende[3]). Die erstere ist zumeist von Schwirren begleitet. Als wesentlichstes Ergebnis dieser Versuche ist zu verzeichnen, daß bei kleinflächigen elektrischen Reizen die Auslösung von Schmerzempfindungen beobachtet wurde, ohne daß andersartige Empfindungen vorhanden zu sein brauchten.

Sehen wir uns noch nach weiteren Beobachtungen um, die für die Auffassung besonderer Perzeptions- und Leitungseinrichtungen zur Auslösung von Schmerzempfindungen verwendet werden können! *M. v. Frey* führt an, daß die Hornhaut des Auges nur zwei Empfindungen vermittle, nämlich Kalt- und Schmerzempfindung. Nun weist sie einerseits *Krause*sche Endkolben[4]) und freie Nervenendigungen[5]) auf. Da die ersteren mit der Ver-

[1]) Vgl. hierzu *F. Flury:* Z. f. d. gesamte exp. Med. **13**. 523 (1921). — [2]) Vgl. hierzu auch *M. v. Frey:* Berichte d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. **46**. 296 (1894); Z. f. Biol. **65**. 420 (1915). — [3]) *B. Naunyn:* Arch. f. experim. Path. und Pharm. **25**. 272 (1889). — *A. Goldscheider:* Ges. Abhandl. **1**. 384, 397. Berlin 1898. — *T. Thunberg:* Skand. Arch. f. Physiol. **12**. 432 (1901). — *E. D. Adrian:* J. of physiol. **53**. 73 (1919). — *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **76**. 15 (1922). — [4]) Vgl. hierzu S. 495. — [5]) *Cohnheim: Virchows* Arch. **38**. 343 (1866).

mittlung der Kaltempfindungen in Beziehung stehen, verbleiben für diejenige der Schmerzempfindung die letzteren. Im Anschluß an diese Annahme, ist von *v. Frey* die Ansicht vertreten worden, daß freie Nervenendigungen ganz allgemein auch in der Haut[1]) und an anderen Stellen des Körpers als Aufnahmestellen für Reize dienen sollen, die zur Auslösung von Schmerzempfindungen führen. Weiterhin ist gefunden worden, daß es in der Wangenschleimhaut einen Bezirk gibt, von dem aus wohl Druck- und Temperaturempfindung, nicht aber Schmerzempfindungen auslösbar sind, sofern man sich bei den ausgeübten Reizen innerhalb gewisser Grenzen hält[2]). Auch diese Beobachtung ist in dem Sinne gedeutet worden, daß es besondere Reizaufnahmestellen für den Warm-, Kalt-, Druck- und Schmerzsinn gebe.

Schließlich müssen wir noch auf den Umstand zurückkommen, daß vielfach eine Verzögerung in dem Zustandekommen der Schmerzempfindung beobachtet wird[3]). *v. Frey* erklärt diese Erscheinung, wie folgt. Der ausgeübte Reiz wirkt nicht direkt auf die intraepithelialen Nervenendigungen oder tiefer gelegenen Stellen ein, von denen aus es zur Auslösung der Schmerzempfindung kommt, vielmehr werden durch ihn Vorgänge ausgelöst, deren Ergebnis erst den eigentlichen Reiz bedeutet, und zwar stellt er sich vor, daß es zur Bildung von Produkten komme, welche die Reizwirkung entfalten. Es wären somit Veränderungen des Milieus, in dem die Reizaufnahmestellen der „Schmerzbahn" sich befinden, die zur Entstehung eines Erregungsvorganges führen. Wir wollen es dahin gestellt sein lassen, ob dabei bestimmte Reizstoffe in Frage kommen oder aber, ob Veränderungen in der Reaktion, im Ionengleichgewicht und dergl. mehr maßgebend sind. Von dieser Annahme aus gelangen wir zu einer einheitlichen Auffassung des Reiz auslösenden Momentes. Der angewandte mechanische, thermische, chemische und elektrische Reiz wäre in Wirklichkeit gar kein solcher, vielmehr würde er nur das Reiz auslösende Moment darstellen. In allen Fällen wären es gleiche Ursachen, welche die besondere Empfindung vermitteln. Dabei bleibt es eine offene Frage, ob die festgestellten verschiedenen Schmerzempfindungen auf das Vorhandensein qualitativ oder quantitativ verschiedener Reizbedingungen zurückzuführen sind.

Von weiteren Befunden, die im Sinne der Lehre eines in jeder Hinsicht selbständigen Schmerzsinnes sprechen, ist anzuführen, daß durch hohe Temperaturreize sich eine besondere Empfindung auslösen läßt. Sie hat den Charakter des Brennens. Sie ist als Wärmeschmerz bezeichnet worden. Die Schwelle für die Auslösung dieser Empfindung liegt für die Haut bei etwa 43° C. Sie ist je nach der Lage der gereizten Hautstelle und nach derjenigen des thermischen Indifferenzpunktes verschieden. Charakteristisch ist eine lange Latenz- und eine kurze Adaptationszeit. Uns interessiert hier am meisten die Mitteilung, daß die Auslösung des

[1]) Vgl. *Ramon y Cajal:* Système nerveux. **1**. 461 Paris (1909). — [2]) *F. Kiesow: Wundts* philosoph. Studien. **9**. Heft 4 (1894); **14**. Heft 4 (1898); Z. f. Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane. **33**. 424 (1904). — *F. Kiesow* und *R. Hahn:* Ebenda. **26**. 383 (1901). — *M. v. Frey:* Berichte der math.-physik. Klinik der sächsischen Gesellsch. d. Wiss., Leipzig. 196 (1894); 293 (1894). — *H. Marx:* Münchener med. Wschr. Nr. 42. 1354 (1921). — *Hans Schriever:* Z. f. Biol. **83**. 415 (1925). — Vgl. abweichende Ergebnisse bei *Zimmermann:* Mitteil. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **20**. Heft 3 (1909). — *H. Hahn* und *H. Hajen: Pflügers* Arch. **204**. 522 (1924). — [3]) Vgl. hierzu auch *M. v. Frey:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **79**. 324 (1922). — *M. v. Frey* und *H. Strughold:* Zschr. f. Biol. **84**. 321 (1926).

Wärmeschmerzes um so schwerer gelingt, je mehr Warmpunkte vorhanden sind. Würden die Perzeptionsorgane für die Warmempfindung das Gefühl des Wärmeschmerzes auslösen, dann wäre der umgekehrte Befund zu erwarten. Es wird angenommen, daß jene Stellen, die ihn vermitteln, nicht oberflächlich, vielmehr in der Tiefe der Haut liegen.

Es sind ferner die folgenden Beobachtungen von Interesse. Werden lähmende Stoffe von der Oberfläche her in die Haut eingeführt, dann wird zunächst nur die Auslösung der Schmerzempfindung von jener beeinflußten Hautfläche aus aufgehoben, während es noch gelingt, Temperatur- und Druckempfindung herbeizuführen[1]). Von Bedeutung ist ferner, daß die „Schmerzpunkte" viel dichter liegen als die Warm-, Kalt- und Druckpunkte. So sind z. B. auf dem Handrücken deren über 100 in einem Quadratzentimeter Hautfläche gezählt worden. Schließlich muß noch erwähnt werden, daß nach Lähmung eines peripheren Nerven das für Schmerz unempfindliche Gebiet nicht genau mit jenem zusammenfällt, von dem aus die Auslösung von Temperatur- und Druckempfindungen aufgehoben ist. Endlich sei noch der Beobachtung gedacht, daß bei nicht zu tiefer Narkose die Durchtrennung der Haut, die Anlegung der Naht usw. nur als Druck oder Berührung empfunden wird, während die Schmerzempfindung ausbleibt, d. h. es kann Analgesie, d. h. Unterbrechung der Auslösung von Schmerzempfindung, für sich bestehen. Endlich sind Erkrankungen beobachtet, bei denen es zu Zerstörungen im Rückenmark kommt [Syringomyelie[2]), ferner Tabes dorsalis[3]), bei letzterer, solange die aufsteigenden Hinterstrangbahnen noch nicht von der Degeneration betroffen sind], und bei denen vollständige Analgesie bei Vorhandensein von Berührungsempfindungen vorhanden ist.

Wir erkennen aus den vorliegenden Mitteilungen, daß für die Auffassung des Schmerzsinnes als eines den übrigen Sinnesapparaten gegenüber vollkommen selbständigen Sinnes manche Befunde beigebracht worden sind. Es kommt noch hinzu, daß das Bestreben, den Schmerzsinn als etwas für sich Bestehendes zu betrachten, ganz und gar in der Richtung der Vorstellungen liegt, die sich im Laufe der Zeit für die anderen Sinne durchgesetzt haben. Es erscheint uns jetzt als etwas ganz Selbstverständliches, daß zur Auslösung der einzelnen Sinnesempfindungen eine besondere Einrichtung zur Aufnahme des adäquaten Reizes gehört, und ferner eine bestimmte Nervenbahn diese mit einem bestimmten Großhirnrindengebiet in Beziehung bringt, und dieses für die Art der ausgelösten Empfindung allein maßgebend ist. Warum sollte nun der Schmerzsinn ein anderes Verhalten zeigen? Der Umstand allein, daß wir eigentlich gar nicht berechtigt sind, von Schmerzempfindungen zu sprechen, vielmehr die Bezeichnung Schmerzgefühle am Platze wäre, genügt natürlich an und für sich nicht, der Organisation der für die Auslösung von solchen bestimmten Einrichtungen eine Sonderstellung zuzuweisen.

Es sind denn auch tiefer liegende Gründe, die es vermocht haben, Zweifel in das Vorhandensein besonderer Perzeptionsstellen für Reize, die zu Schmerzempfindungen führen, und einer besonderen peripheren „Schmerz-

---

[1]) *Fr. Hacker:* Z. f. Biol. **64.** 189 (1914). — [2]) Vgl. z. B. *Schlesinger:* Die Syringomyelie. 2. Aufl. Leipzig-Wien 1902. — [3]) *E. Redlich:* Pathologie der tabischen Hinterstrangserkrankung. G. Fischer, Jena 1897.

bahn“ zu setzen. Der springende Punkt ist die klare Entscheidung der Frage, ob es unter normalen Verhältnissen möglich ist, von bestimmten Stellen der Haut aus Schmerzempfindungen auszulösen, ohne daß eine andere Empfindungsart und insbesondere diejenige der Berührung bzw. des Druckes in Erscheinung tritt. *Goldscheider*[1]) verneint das. Es wird bestritten, daß die Kornea nicht über Stellen verfüge, von denen aus Berührungsempfindung auslösbar sei[2]) und ferner, daß ein Teil der Wangenschleimhaut wohl die Auslösung der letzteren, nicht aber diejenige von Schmerzempfindungen ermögliche[3]) (vgl. hierzu S. 518). Wir erkennen, daß Beobachtung ganz schroff gegen Beobachtung steht. Dieser Umstand gibt zu denken. Es handelt sich um subjektive Feststellungen, und zwar, was sicherlich bedeutungsvoll ist, um solche von Gefühlen neben Empfindungen. Es offenbart sich die große Schwierigkeit des Vergleichs von im Versuch ausgelösten Empfindungen. Einmal hält es nicht leicht, den Reiz in jedem Falle genau gleich anzubringen. Ein und dieselbe Reizintensität wird je nach den vorhandenen Verhältnissen einen verschiedenen Erfolg haben können. Die Dicke der Epidermis, der Grad ihrer Verhornung usw., ferner die Anzahl der verschiedenartigen Reizaufnahmestellen spielen eine Rolle. Hinzu kommt nun noch das Individuum, das über die stattfindenden Empfindungen und Gefühle berichten soll.

Goldscheider vertritt die folgende Auffassung vom Zustandekommen der Schmerzempfindungen. Perzeptionsorgane sind jene, die zugleich der Vermittlung von Berührungsempfindungen dienen. Die jenen zugehörende Bahn ist zugleich auch Leitungsbahn für Erregungen, die Schmerzempfindung auslösen. Kein anderer Sinnesnerv vermag diese zu vermitteln. Blendungsschmerz, schmerzhafte Empfindung bei schrillen Tönen usw. stehen in keinem Zusammenhang mit jenen Einrichtungen, die das Sehen und Hören vermitteln, vielmehr handelt es sich um Miterregung von besonderen Bahnen. Ebensowenig gelingt es von Warm- oder Kaltpunkten aus Schmerzempfindung hervorzurufen. Es sei gleich hervorgehoben, daß die Berührungs- und Schmerzempfindungen vermittelnde Nervenbahn nur bis zum Rückenmark eine gemeinsame ist. In diesem erfolgt dann eine Teilung in eine zentrale „Berührungs- bzw. Druck-“ und eine „Schmerzbahn“. Jede davon steht mit besonderen Stellen der Großhirnrinde und auch tieferen Anteilen des Zentralnervensystems in Verbindung. Es ist damit das Grundprinzip der ganzen Empfindungslehre gewahrt, nämlich, daß für die Qualität der Empfindung das Empfindungszentrum maßgebend ist.

Wenden wir uns nunmehr jenen Beobachtungen zu, die nach *Goldscheider* dafür sprechen, daß es besondere periphere Einrichtungen für die Vermittlung von Schmerzempfindungen nicht gibt. Es wurde beobachtet, daß bei Berührung von Hautstellen mit einer Spitze (z. B. Nadel) oder bei elektrischer Reizung zunächst eine Berührungsempfindung ausgelöst wird,

---

[1]) Vgl. die Zusammenfassung seiner Anschauungen bei *A. Goldscheider:* Das Schmerzproblem. Jul. Springer, Berlin 1920; ferner Gesammelte Abhandlungen von *A. Goldscheider:* 1. Physiologie der Hautsinnesnerven. Joh. Ambr. Barth, Leipzig 1898. — [2]) *A. Goldscheider* u. *Brückner:* Berliner klin. Wochenschr. Nr. 52 (1919). — *Kant* u. *Hahn:* Klin. Wochenschr. **3**. 112 (1924). — Vgl. auch *Stein:* Ebenda. **4**. Nr. 17, 1819 (1925). — Vgl. hierzu auch *M. v. Frey* und *H. Strughold:* Z. f. Biol. **84**. 321 (1926). — [3]) *H. Hahn* u. *H. Hajen: Pflügers* Arch. **204**. 522 (1924).

der dann nach einer gewissen Zeit die Schmerzempfindung folgt[1]). Eine Reihe von Öffnungsschlägen, die an und für sich einzeln zu keiner Schmerzempfindung führen, ergibt nach einem empfindungslosen Intervall eine solche. Besonders wertvoll sind in dieser Hinsicht Untersuchungen, bei denen die durch Reizung sogenannter Schmerzpunkte mit eben wirksamen Reizen auftretenden Empfindungen genau beobachtet wurden[2]). Es wurde Stechen, Jucken, Brennen und Schneiden festgestellt, daneben kamen jedoch auch ganz indifferente hauchartige Empfindungen und solche der Berührung zur Beobachtung. Diese letzteren zeigten sich sowohl bei Einzelreizen als auch bei Reizreihen. Sie traten unmittelbar bei Erreichung der Reizschwelle auf, um bei weiterem Ansteigen der Reizintensität zu verschwinden und der Empfindung des Schmerzes in den oben genannten Formen Platz zu machen.

Derartige Beobachtungen führten zu der Vorstellung, daß ein und dasselbe Sinnesorgan Berührungs- und Schmerzempfindungen zu vermitteln vermag, und ferner eine gemeinsame Bahn die ausgelöste Erregung dem Rückenmark zuführt. Im Rückenmarksgrau soll dann eine Summation von Erregungen, die durch jene Bahn zugeleitet werden, einsetzen, wodurch erst die Bedingungen für die Auslösung einer Schmerzempfindung geschaffen werden sollen. Es sei hier gleich angefügt, daß nach zahlreichen Beobachtungen angenommen wird, daß die von Tastkörperchen ausgehenden Nervenfasern innerhalb des Rückenmarks sich nicht einheitlich verhalten, vielmehr zieht ein Teil der durch die hinteren Wurzeln eintretenden Fasern im Hinterstrang der gleichen Seite zur Medulla oblongata hinauf (lange Hinterwurzelfasern). Wir werden dieser Bahn später folgen. Ein anderer Teil verhält sich gleich oder doch ähnlich, wie jene Bahnen, die der Vermittlung der Temperaturempfindung dienen, d. h. sie splittern sich um Ganglienzellen des Hinterhornes auf[3]). Von hier aus geht dann eine neue Bahn ab, die ebenso, wie die „Temperaturbahn“ nach erfolgter Kreuzung im Seitenstrang oder nach anderer Meinung im Vorderseitenstrang zum verlängerten Mark empor steigt[4]). Sehr wahrscheinlich ist die Bahn auf diesem Wege verschiedentlich durch kurze Zwischenbahnen unterbrochen[5, 6]). Sicherlich finden sich auf dem Wege vom obersten Teil des Rückenmarks bis zur Großhirnrinde weitere Beziehungen zu Ganglienzellen (in der Medulla oblongata, im Thalamus usw.). Das „Schmerzempfindungszentrum“ ist in jenem Gebiete enthalten, das wir beim Temperatursinn (S. 504) geschildert haben. Eine genauere Lokalisation ist bis jetzt nicht gelungen und ist vielleicht auch gar nicht möglich. Erwähnt sei noch, daß bei Katzen, Hunden und Affen an der Basis des Zwischenhirns eine mit Funktionen des Halssympathikus in Beziehung stehende Stelle festgestellt worden ist, von der aus

---

[1]) *J. Gad* u. *A. Goldscheider:* Z. f. klin. Med. **20**. 339 (1891), und in: Gesammelte Abhandlungen. I. Physiol. der Hautsinnesnerven. Joh. Ambr. Barth, Leipzig 1898. — Vgl. hierzu auch *T. Thunberg:* Skand. Arch. f. Physiol. **12**. 394 (1901). — *M. v. Frey* und *W. Webels:* Z. f. Biol. **74**. 173 (1922). — [2]) *P. Hoefer* und *A. Kohlrausch: Pflügers* Arch. **205**. 447 (1924). — [3]) Vgl. hierzu auch *Schiff:* Lehrbuch der Physiologie. **1**. 228 (1858). — [4]) Vgl. u. a. *Petrén:* Skand. Arch. f. Physiol. **13**. 9 (1902). — *Rothmann:* Verhandlungen d. Gesellsch. deutscher Nervenärzte. 5. Jahresvers. 275 (1911). — [5]) Vgl. *Ziehen* im Handbuch der Anatomie des Menschen (herausgegeben v. *Bardeleben*). **4**. 1.—3. Abt. Gustav Fischer, Jena 1899. — [6]) Vgl. hierzu auch die Erfahrungen bei Tierversuchen: *J. P. Karplus* u. *A. Kreidl: Pflügers* Arch. **158**. 275 (1914); **207**. 134 (1925).

durch elektrische Reizung Schreien und Abwehrbewegungen ausgelöst werden können [1]). Sie ist als Schmerzzentrum angesprochen worden.

Ferner sei noch darauf hingewiesen, daß ohne Zweifel der Thalamusgegend in mehr als einer Hinsicht im Gebiete des Schmerzsinnes eine ganz besondere Bedeutung zukommt. Einerseits steht sie mittels der thalamo-kortikalen Bahnen in Verbindung mit den kortikalen Schmerzempfindungszentren, andererseits beeinflussen von den letzteren ausgehende Erregungen — unter Benützung zentrifugaler Bahnen (Tractus corticothalamicus) — zahlreiche Funktionen, die vom sympathischen und parasympathischen Nervensystem abhängig sind. Es gehen Erregungen auf vom Zwischenhirn ausgehende Bahnen über und wirken auf Organe der Brust- und Bauchhöhle ein. Ferner kann es zur Anregung vermehrter Sekretion von Tränenflüssigkeit kommen, und schließlich kann die ganze Mimik in Mitleidenschaft gezogen sein. Vom Zwischenhirn aus werden auch dann noch umfassende Leistungen vollbracht, wenn das Großhirn ausgeschaltet ist [2]).

Hervorgehoben sei ferner, daß wiederholt beobachtet worden ist, daß Veränderungen in der Thalamusgegend zu heftigen Schmerzen führen [3]). Sehr interessant ist weiterhin die Feststellung, daß ein Tumor in der rechten hinteren Zentralwindung zur Auslösung von Schmerzempfindungen führte, und zwar wurden die Schmerzen vom Patienten in den linken Oberschenkel verlegt [4]). Auch sonst sind wiederholt Fälle beobachtet worden, bei denen Erscheinungen des Schmerzes in bestimmten Körpergegenden auftraten, ohne daß eine periphere Ursache zu finden war, während alles auf eine zentrale Empfindungsauslösung im Anschluß an Kreislaufstörungen, Blutungen, Tumoren usw. hinwies. Alle diese Beobachtungen sprechen durchaus dafür, daß es besondere kortikale, subkortikale und tiefer gelegene Anteile des Zentralnervensystems gibt, von denen aus ganz spezifische Beziehungen zum Vermittlungsapparat für Schmerzempfindungen vorhanden sind. Vor allem können Fälle von kortikaler Auslösung von solchen mit anschließender Projektion des Schmerzes nach der Peripherie nur im Sinne einer gewissen Lokalisation der Schmerzempfindungszentren in bestimmten Großhirnrindenstellen, und zwar geordnet nach Körperoberflächenbezirken, gedeutet werden.

Wir müssen uns nun — innerhalb des Rahmens der von *Goldscheider* vertretenen Anschauungen — vorstellen, daß Erregungen, die innerhalb der gemeinsamen peripheren „Berührungs- und Schmerzbahn" zentralwärts laufen, je nach ihrer Beschaffenheit (ihrem Rhythmus, ihrer Intensität) innerhalb des Rückenmarks verschiedene Bahnen einschlagen. Durch einfache Berührungen vermittelte Erregungen benützen die lange Hinterstrangbahn. Diese hat Beziehungen zu jenen Rindenzentren, welche die Berührungsempfindung vermitteln. Erregungen anderer Art gelangen im Rückenmark zu Ganglienzellen der grauen Substanz. Hier erfolgt nach der Annahme von *Goldscheider,* wie schon erwähnt, eine Summation. Nun wissen wir, daß Ganglienzellen – wie übrigens auch andere Gebilde (Zellen, Nerven) – die Eigenschaft besitzen, Erregungen zu summieren und sie in gewissem Sinne in eine andere Potenz der Intensität zu erheben. Nichts spricht ferner an und

---

[1]) *J. P. Karplus* u. *A. Kreidl: Pflüger*s Arch. **129**. 138 (1909); **135**. 401 (1910). — Vgl. auch *C. Amsler:* Arch. f. experim. Path. u. Pharm. **90**. 257 (1921). — [2]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 21. — [3]) Vgl. z. B. *L. Edinger:* Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **1**. 262 (1891). — [4]) *A. Hanser:* Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **73**. 301 (1922).

für sich dagegen, daß es außer einer Änderung der Quantität der Erregung auch zu einer solchen der Qualität kommt. In jedem Falle wird — nach der Annahme *Goldscheiders* — erst im Rückenmarksgrau jener Zustand innerhalb der beteiligten Einrichtungen hervorgerufen, der imstande ist, die zentralwärts führende Nervenbahn in Erregung zu versetzen. Es ist ganz gut denkbar, daß die einzelnen Nervenzellen verschiedener Reizintensitäten bedürfen, damit in ihnen jene Veränderungen herbeigeführt werden, die notwendig sind, um sogenannte Impulse auszusenden. Ferner ist es möglich, daß die Leitungsbahnen als solche nur beim Vorhandensein ganz bestimmter Bedingungen ansprechen. Die „Erregungsschwelle" könnte bei jenen Bahnen, die Erregungen zum Berührungsempfindungszentrum führen eine andere sein, als bei den in Beziehung zum Schmerzempfindungszentrum stehenden.

Diese Annahmen und Erörterungen von Möglichkeiten zeigen uns, daß die Vorstellung, wonach ein einheitliches Sinnesorgan sowohl Berührungs- als Schmerzempfindungen vermittelt, zu Schwierigkeiten führt. Wir dürfen jedoch deshalb nicht ohne weiteres der „plausibleren" Theorie, die von der Vorstellung einer für sich bestehenden peripheren Schmerzbahn ausgeht, den Vorzug geben! Wir wollen nunmehr einzelne, bereits erwähnte Erscheinungen im Lichte der von *Goldscheider* entwickelten Anschauungen über das Zustandekommen von Schmerzempfindungen betrachten. Wir erwähnten, daß häufig ein verspätetes Auftreten von Schmerzempfindungen beobachtet wird. Es vergeht mehr oder weniger lange Zeit, bis z. B. nach einer Verletzung (Schnitt mit einem Messer, Eindringen eines Dorns in die Haut usw.) Schmerzen auftreten. Wir gedachten dieser Beobachtung schon S. 518 und führten sie im Sinne der *v. Frey*schen Lehre auf periphere Vorgänge zurück (vgl. S. 518). *Goldscheider* dagegen deutet jene Verspätung im Sinne eines zentralen Vorganges. Die Summation der Erregungen im Rückenmarksgrau bedarf der Zeit.

Ein weiterer Befund, dessen Erklärung von den Anschauungen *Goldscheiders* aus nicht ohne weiteres gegeben ist, ist der folgende: Es gibt in der Haut Stellen, von denen aus leichter Schmerzempfindung auslösbar ist als von anderen. Es mag sein, daß dabei oft die Lage des in Frage kommenden Sinnesorganes eine Rolle spielt. Es ist außerdem denkbar, daß nicht alle jene Perzeptionsstellen, die der Vermittlung der Berührungsempfindung dienen in gleichem Maße auf jene Einwirkungen eingestellt sind, die Schmerzempfindung zur Folge haben. Ferner wäre es möglich, daß sich durch Herbeiführung bestimmter Bedingungen die Tastkörperchen so beeinflussen lassen, daß z. B. die Auslösung einer Schmerzempfindung unterbleibt, während diejenige von Berührungsempfindungen noch möglich ist. So wäre erklärbar, daß bei peripherer Einwirkung von narkotischen Mitteln eine nur teilweise Aufhebung von Empfindungen eintritt. Bei im ganzen Körper verbreiteten Stoffen der genannten Art (Allgemeinnarkose) liegt die Möglichkeit einer frühzeitigen Ausschaltung der „Summationszentren" im Rückenmarksgrau vor. Es besteht kein Zweifel darüber, daß an und für sich alle diese Beobachtungen unter der Annahme eines für sich bestehenden Schmerzsinnesapparates leichter erklärbar sind.

Es gibt nun auf dem Gebiete der Schmerzempfindungen eine ganze Reihe von Feststellungen, die ohne weiteres zeigen, daß die Verhältnisse beim „Schmerzsinn" anders liegen als bei den übrigen Sinnen. Eine mechanische Reizung der Haut ruft außer der primären Empfindung

der Berührung oder des Druckes nach einem kurzen zeitlichen Intervall eine weitere Empfindung hervor, die schmerzhaft oder „unterschmerzlich" sein kann, und die stets mit einer Irradiation verbunden ist[1]). Die Ausbreitung erfolgt in der Ausdehnung des zugehörigen spinalen Sensibilitätsbezirkes. Wir kommen auf die interessante und wichtige Unterscheidung von Wurzel- bzw. Segmentinnervation und peripherer Nervenversorgung noch zurück. Die Ausbreitung der Erregung deutet auf einen zentralen Vorgang hin. *Goldscheider* nimmt an, daß von der Peripherie kommende Erregungsstöße in Ganglienzellen des Rückenmarksgraus gespeichert werden, und daß dann von da aus ein neuer Erregungsvorgang zur Auslösung kommt, der sich unter anderem in der Erscheinung der Irradiation äußert. Nun wird[1]) die gleiche Erscheinung auch für den Temperatursinn angeführt, bei dem besondere Reizaufnahmestellen und besondere periphere Leitungsbahnen festgestellt sind.

In diesem Zusammenhange sei auch noch erwähnt, daß wohl bei keinem anderen Sinnesgebiete in so ausgesprochenem Maße eine unterschiedliche Erregbarkeit zu verzeichnen ist, wie bei jenem des Schmerzsinnes. Sie äußert sich in der mehr oder weniger leichten Auslösbarkeit von Schmerzempfindungen und in ihrer Intensität, wobei zugleich auch die Qualität des Schmerzes beeinflußt sein kann. Man spricht bei erhöhter Erregbarkeit bzw. bei erleichterter Auslösbarkeit von Schmerzempfindungen von einer Hyperalgesie. Ist sie erschwert, dann liegt eine Hypalgesie vor. Ist sie ganz aufgehoben, dann bezeichnen wir den Zustand als eine Analgesie. Der erstere Zustand kann peripher und zentral bedingt sein. Jedermann bekannt ist die stark erleichterte Auslösung von Schmerzempfindungen bei Entzündungen. Es kann die leiseste Berührung, ja ein flüchtiges Anblasen der entzündeten Stelle genügen, um die heftigsten Schmerzen auszulösen. Auch dann, wenn ein Nerv, der Bahnen zur Vermittlung von Schmerzempfindungen führt, z. B. gedrückt wird, treten solche in Erscheinung, und zwar werden sie stets nach der Peripherie lokalisiert. So kommt es, daß, wenn ein in einem Amputationsstumpf befindlicher Nerv auf irgend eine Weise gereizt wird, der Schmerz in dem nicht mehr vorhandenen Körperteil „gefühlt" wird.

Für die Beurteilung von „Schmerzschwellen" ist übrigens von der größten Bedeutung, daß die Größe der gereizten Fläche von großem Einfluß auf den Erfolg eines Reizes ist[2]). Es zeigen bei Anwendung von klein- und großflächigen Reizkörpern (Stachelborste, Draht mit verschiedenem Durchmesser usw.) die einzelnen Hautstellen ein ganz charakteristisches Verhalten, und zwar dadurch bedingt, daß Epidermis und Kutis, die je nach der angewandten Reizart — die Stachelborste löst von der ersteren, Drähte von 0·7—5·0 *mm* Durchmesser von den letzteren Schmerz aus — für die Auslösung der Schmerzempfindung in Frage kommen, ein verschiedenes Verhalten zeigen. Es gibt Hautstellen, von deren Epidermis und Kutis leicht Schmerzempfindungen auslösbar sind. An anderen Körperstellen zeigen beide Gewebe ein anderes Verhalten, d. h. es bedarf größerer Reizstärken, um einen Erfolg zu erzielen. Endlich kann die Epidermis oder aber die Kutis leichter ansprechen, d. h. beide Gewebe

---

[1]) *A. Goldscheider: Pflüger*s Arch. **156**. 1 (1916); **168**. 36 (1917). — [2]) *Hans Schriever:* Z. f. Biol. **83**. 415 (1925); **84**. 347 (1926).

verhalten sich verschieden. Es ist klar, daß diese Befunde von größter Bedeutung für die Prüfung der „Schmerzschwellen" sind.

Wir können Abweichungen von der übrigens individuell und je nach dem Nervengebiet verschiedenen Norm des Schwellenreizes[1]) von beiden der oben erwähnten Ansichten aus „erklären"[2]).

Wir haben bisher mit Absicht nur von Schmerzempfindungen gesprochen, die von der Körperoberfläche aus zur Auslösung kommen. Wir müssen uns nun noch der Frage zuwenden, ob von tiefergelegenen Geweben und vor allen Dingen auch von allen jenen Organen aus, die vom sympathischen und parasympathischen Nervensystem innerviert sind, ebenfalls solche vermittelt werden. Wir begeben uns bei der Beantwortung der gestellten Frage auf ein in mehrfacher Weise schwieriges Gebiet. Es unterliegt keinem Zweifel, daß nicht nur von der Haut aus Schmerzempfindung auslösbar ist. Die Erfahrung zeigt uns, daß ganz besonders heftige, ja kaum zu ertragende Schmerzen von zahlreichen Anteilen der in der Brust- und Bauchhöhle eingeschlossenen Organen ausgehen können. Das Eigenartige ist, daß die Art des angewandten Reizes in ganz besonders ausgesprochener Weise maßgebend für den Erfolg ist. Es geht das ganz offensichtlich aus dem Umstande hervor, daß von zahlreichen Geweben aus auf Druck, Zug, Schneiden, Quetschen usw. keine Schmerzempfindung auslösbar ist; wohl aber machen sie sich bei der Einwirkung anderer Reizarten geltend. So können z. B. chemische Reize wirksam sein. Insbesondere ist von jeher aufgefallen, daß normale Gewebe vielfach geradezu als analgetisch erscheinen, während im Falle von Entzündungen eine Hyperalgesie vorhanden ist. Es sei in dieser Richtung z. B. an die außerordentlich heftigen Schmerzen bei einer Peritonitis erinnert. Es ist sehr leicht möglich, daß in solchen Fällen eine ganze Reihe von Momenten zusammenwirken: einmal die gesteigerte Erregbarkeit von Reizaufnahmestellen, die vielleicht im normalen Zustand verglichen mit jenen Verhältnissen, die wir bei der Oberflächensensibilität kennen gelernt haben, ausgesprochen hypalgetisch sind. Dazu kommt dann ohne Zweifel die Anwesenheit des die Erregung auslösenden Reizes, wahrscheinlich eines Reizstoffes (Produkte bakterieller Tätigkeit?). Endlich dürften auch vasomotorische Einflüsse eine Rolle spielen. Hinzu kommt vielleicht noch eine erhöhte Durchlässigkeit von Geweben und Zellen für jene Stoffe, welche die Erregbarkeit jener Einrichtungen die die Schmerzempfindung vermitteln, in die Höhe treiben. Schließlich besteht noch die Möglichkeit, daß in diesem Zustand nun jeder andere Reiz, z. B. ein mechanischer, zur Wirkung gelangt, und es so zu einer Summation von Erregungen kommt. Wir wissen, daß der Schmerz rasend machen kann. Die ihn erleidende Person wird von ihm vollständig beherrscht. Er kann alle möglichen Formen annehmen: schneidende, stechende, bohrende usw. Schmerzen werden beschrieben.

---

[1]) Vgl. hierzu *M. Bernhardt:* Die Sensibilitätsverhältnisse der Haut. Berlin 1874; Deutsches Arch. f. klin. Med. **19**. 382 (1877). — *Bjornström:* Nova act. soc. scient. Upsala 1877. — *J. Donath:* Arch. f. Psychiatrie. **15**. 695 (1884). — *Moczukowski:* Nouvelle iconograph. de la Salpêtrière. **11**. 230 (1898). — *Joteyko* und *Stefanowska:* Recherches algésimétriques. Bruxelles 1903. — [2]) Mit dem Alter nimmt die Auslösbarkeit von Schmerzempfindungen ab. Vgl. hierzu *J. P. Mackenzie:* Brain. **25**. 368 (1902). — *E. J. Swift:* Americ. j. of psychol. 312 (1900).

Bevor wir einen Blick auf die Auslösbarkeit von Schmerzempfindungen von den einzelnen Organen aus werfen, wollen wir des Befundes gedenken, daß die von ihnen ausgehenden Schmerzen zu ganz eigenartigen Erscheinungen führen. Es finden sich nämlich je nach dem erkrankten Organ in der Haut in bestimmter Lage und Ausdehnung hyperästhetische und insbesondere hyperalgetische Zonen. Sie entsprechen ziemlich genau jenen Wurzelzonen, die dem Rückenmarksegment entsprechen, aus dem das in Frage kommende Organ seine Rami communicantes bezieht. Wir werden auf diese nach dem englischen Neurologen *Head*[1]) benannten Zonen noch eingehend zurückkommen. Uns interessiert an dieser Stelle zunächst, daß von einem bestimmten Organe der Brust- oder Bauchhöhle aus Erregungen bestimmter Art zentralwärts gesandt werden. Das Naheliegendste ist, an zentripetal leitende sympathische Fasern zu denken. Wir haben bereits in Bd. 2, S. 504, dargelegt, daß Widerspruch gegen diese Annahme erhoben worden ist. Es sollen spinale Bahnen für die Leitung von Erregungen von der Peripherie nach dem Zentrum in Frage kommen, doch erscheint uns diese Annahme zur Zeit noch nicht genügend gestützt[2]). Bleiben wir vorläufig bei der Vorstellung, daß sympathische Bahnen es sind, die bei der Leitung jener Erregung, die zur Auslösung einer Schmerzempfindung führt, in Frage kommen. Sie gelangt zum Rückenmark. In diesem muß sich nun irgend etwas ereignen, das zur Folge hat, daß spinale sensible Bahnen des entsprechenden Rückenmarkssegmentes beeinflußt werden, und zwar im Sinne einer Veränderung der Schwellenreize. Der erwähnte unbekannte Vorgang dürfte sich wohl im Rückenmarksgrau vollziehen und vielleicht Beziehungen zu jenen Ganglienzellen haben, die für eine Summation jener Erregungen in Frage kommen, die in der verwandelten Form zur Auslösung einer Schmerzempfindung bestimmter Art führen. Manche Beobachtungen machen es sehr wahrscheinlich, daß die Irradiation auch zentral bedingt sein kann, d. h. von der Großhirnrinde ausgeht. Es ist nämlich die Zonenhyperästhesie durchaus nicht immer dem in Frage kommenden Rückenmarkssegment entsprechend begrenzt. Es ist hier nicht der Ort, auf die hohe diagnostische Bedeutung des Befundes von hyperalgetischen Hautzonen bei Störungen innerhalb von in der Brust- bzw. der Bauchhöhle untergebrachten Organen einzugehen. Andeuten wollen wir nur, daß es vorkommt, daß ein solches in keiner Weise in seinem Verhalten beim Versuch, von ihm aus Schmerzempfindungen auszulösen, von der Norm abweicht. Das Auftreten einer hyperästhetischen Zone an einer begrenzten Hautstelle verrät uns jedoch, daß im betreffenden Organ irgend etwas nicht in Ordnung ist. Wir fragen uns, welchem Rückenmarkssegment jenes Hautgebiet angehört und können dann an Hand der aus ihm hervorgehenden Rami communicantes der speziellen Sympathikusbahn nachgehen, und so das betroffene Organ feststellen. Es sind die Beziehungen bestimmter Hautzonen zu bestimmten Organen bereits durch zahlreiche Erfahrungen am Krankenbett festgelegt, so daß es jetzt leicht ist, hyperästhetische

[1]) *Henry Head:* Die Sensibilitätsstörungen der Haut bei Viszeralerkrankungen (übersetzt. v. *Seiffer*). Berlin 1898. — Vgl. auch *Sherrington:* J. of physiol. **27**. 360 (1901/02). — *Head* und *Campbell:* Brain. (1900); ferner *Ross:* Brain. **10**. 333 (1888). — *Mackenzie:* Brain. **16**. 321 (1893). — [2]) Vgl. hierzu auch *A. Preiss:* Deutsche Z. f. Chir. **159**. 59 (1920).

Hautzonen, für deren Auftreten sonst keine Ursache vorliegt, in Beziehung zu bestimmten Organen zu bringen.

Für uns ist wesentlich, daß die geschilderten Beobachtungen dafür sprechen, daß innerhalb des Rückenmarksgraus sich Vorgänge von größter Bedeutung für die Auslösung von Empfindungen vollziehen. Es ergibt sich natürlich auch hier die Frage, ob man besondere sympathische Schmerzbahnen anzunehmen hat oder aber, ob auch hier, wie bei den von der Haut ausgehenden Bahnen, zentripetale Bahnen verschiedene Empfindungen zu vermitteln vermögen. Sie läßt sich nicht eindeutig beantworten. Die Beziehungen von Ganglienzellen des Rückenmarks zur Auslösung der einzelnen Empfindungen sind ohne Zweifel bei allen zuletzt besprochenen Sinnen, nämlich beim Kalt- und Warmsinn, vorhanden[1]). Sie spielen wohl auch bei den noch zu besprechenden Sinnen eine Rolle. Dieser Umstand allein vermag weder für noch gegen bestimmte periphere Einrichtungen für den Schmerzsinn etwas auszusagen. Es bleibt, wenn man alle vorliegenden Beobachtungen scharf sichtet, als wichtigster Punkt die Fragestellung übrig: gibt es Druckpunkte, die je nach dem Grade der Erregung Berührungs- oder Schmerzempfindung vermitteln, oder sind sie alle analgetisch? Gibt es ferner in der Haut Stellen, von denen aus reine Schmerzempfindung zur Auslösung kommt, ohne daß sie von einer irgendwie gearteten Berührungsempfindung begleitet wird? Diese Fragen sind zur Zeit offen. Es steht Ansicht gegen Ansicht. Es erschien mir bei diesem Stand der Forschung geboten, beide Anschauungen zu Worte kommen zu lassen. Wir stehen mitten in ihrem Fortschreiten. Jeder Tag kann in der einen oder anderen Richtung einen entscheidenden Fortschritt bringen. Es wird dann nicht schwer sein, das hier Dargelegte an der geeigneten Stelle mit der neuen Erkenntnis zu verknüpfen.

Wir wollen nun noch Umschau nach der „Sensibilität" der einzelnen viszeralen Organe halten. Die Ansichten darüber, welche Anteile der in der Brust- und Bauchhöhle enthaltenen Organe der Auslösung von Schmerzempfindungen fähig sind, gehen weit auseinander. Weder der Versuch am Tiere[2]), noch Beobachtungen bei Operationen an Menschen haben zu übereinstimmenden Ergebnissen geführt. Lange Zeit galt die Ansicht als maßgebend, wonach nur diejenigen Anteile des Brust- und Bauchhöhleninhaltes mit Bahnen in Verbindung stehen sollten, die der Vermittlung von Schmerzempfindungen dienen, die von spinalen Nerven versorgt werden, d. h. es sollte nur das parietale Blatt der Pleura und des Peritoneums in Frage kommen. Schmerzen bei Koliken u. dgl. sollten durch Zerrungen an der Wandauskleidung der Bauchhöhle zustande kommen[3]). Es liegen

---

[1]) Vgl. über die Bedeutung der grauen Substanz des Nervensystems für das Zustandekommen von Gemeingefühlen u. a. *A. Goldscheider:* Z. f. Sinnesphysiol. **57**. 35 (1925). — [2]) Vgl. z. B. *W. R. Hess* u. *W. H. v. Wyss: Pflügers* Arch. **194**. 195 (1922). — [3]) *Lennander:* Mitteil. aus d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **16** (1902); Upsala Läkaref. **9**. 50 (1903/4); Gesammelte Werke. **1**. 138. Upsala 1912. — Vgl. auch *Buch:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 197 (1901). — *L. R. Müller:* Mitteil. aus d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **18**. 600 (1908). — *Kast* und *Meltzer:* Ebenda. **19**. 586 (1909). — *A. Neumann:* Zbl. f. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **13**. 401 (1910); Zbl. f. Physiol. **24**. 1210, 1213, 1217 (1910); **25**. 53 (1911); **26**. 277 (1912). — *M. Kappis:* Mitteil. aus d. Grenzgebiete d. Med. u. Chir. **26**. 493 (1913); Klin. Wochenschr. **4**. 2041, 2089 (1925). — *V. Hoffmann:* Mitteil. aus d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **32**. 317 (1920). — *Waltz:*

jedoch jetzt ausreichende Beobachtungen sowohl an Tieren als auch am Menschen vor, die dartun, daß die Möglichkeit der Auslösung von Schmerzempfindungen viel verbreiteter ist. Einerseits ist es gelungen an verschiedenen Stellen Bildungen nachzuweisen, die in Beziehung zum sympathischen Nervensystem stehen, und die ganz den Eindruck von Reizaufnahmestellen machen [1]) und anderenteils glückte es, Schmerzäußerungen von Organen auszulösen, die bis dahin als in keinerlei Beziehung zu jenen Zentren zu stehen schienen, die Schmerzempfindungen oder aber Reflexe vermitteln, die als Äußerungen auf Schmerzreize bekannt sind (Schreien u. dgl.).

Zunächst sei hervorgehoben, daß von der Schleimhaut des Magen-Darmkanals aus durch keinerlei Reize Schmerzen auslösbar sind, wohl aber von der Muskulatur aus, und zwar bei übermäßig starker Zusammenziehung derselben (Kolik). Das gleiche gilt von der Muskulatur der Gallenblase, des Nierenbeckens, des Ureters, der Harnblase, des Uterus, des Herzens, des Ösophagus, der Bronchien [2]). Betrachten wir die Möglichkeit der Auslösung von Schmerzempfindungen von den genannten Stellen aus etwas genauer! Normalerweise kommt es nie zu Bedingungen, die zu jener führen. Nur unter besonderen Umständen, wie Vorhandensein von Gallensteinen in der Gallenblase und insbesondere bei jenem intensiven Reiz, der auftritt, wenn solche oder Teile von ihnen in den Ductus cysticus gelangen oder im Nierenbecken vorhandene Harnsteine den Ureter betreten, kommt es zu außerordentlich heftigen Schmerzen. Es kann somit jemand, wenn jene besonderen Bedingungen fehlen, durch sein ganzes Leben hindurch ohne jede Auslösung von Schmerzempfindungen von jenen Geweben aus bleiben. Im Gegensatz dazu sind die der Außenwelt unmittelbar benachbarten Anteile des Körpers mehr oder weniger oft Einwirkungen ausgesetzt, die zu Schmerzempfindungen führen. Sollen wir nun annehmen, daß in die glatte Muskulatur der erwähnten Organe oder Brust- und Bauchhöhle besondere Einrichtungen eingebaut sind, die Schmerzempfindungen vermitteln? Es ist dies wenig wahrscheinlich. Viel näher liegend ist anzunehmen, daß die Verhältnisse, wie folgt, liegen. So oft die glatte Muskulatur der betreffenden Organe sich kontrahiert, werden Reizaufnahmestellen in Erregung versetzt. Dauernd gehen Impulse zu Stellen, von denen aus die eintreffenden Erregungsvorgänge auf motorische Bahnen weiter geleitet werden. Auch im System der glatten Muskulatur herrscht eine innige Verknüpfung von Sensibilität und Motilität. Die letztere steht unter der Kontrolle der ersteren. Je nach der Intensität der Reize werden verschiedene Zentren erreicht. Es spricht manche Beobachtung dafür, daß es innerhalb der in Frage kommenden Muskulatur bzw. der in ihrer Nähe befindlichen Ganglienzellen sich vollziehende Umschaltungen von Erregungen der sensiblen auf motorische Bahnen (kurze Reflexbogen) gibt. Es kann die Erregung auch im Rückenmark befindlichen Zentren zugeleitet werden, ja sie kann unter Umständen bis zum Zwischenhirn aufsteigen und allerlei Auswirkungen auf dem Gebiete des sympathischen und parasympathischen Nervensystems herbeiführen. Die zugehörige Leitungsbahn verläuft im Vorderseitenstrang [3]). Ist endlich die Intensität des Reizes besonders stark, dann steigt die Erregung

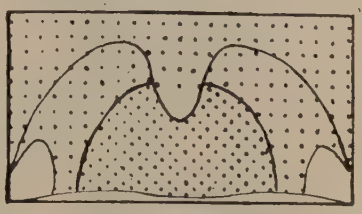
---

Deutsche Z. f. Nervenheilk. **74**. 278 (1922). — *J. A. Capps* und *G. H. Coleman:* Arch. of internal. med. **30**. 778 (1922). — [1]) *Philipp Stöhr:* Z. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **71**. 313 (1924). — [2]) Vgl. hierzu *A. Strümpell: Pflüger*s Archiv. **201**. 305 (1923). — [3]) *E. A. Spiegel* und *W. J. Bernis: Pflüger*s Arch. **210**. 209 (1925).

bis zum Empfindungszentrum empor. Auf dem Wege über Zwischenhirn, Thalamus[1]), erfolgt die Umschaltung auf die entsprechenden Fasern des Tractus thalamo-corticalis. Oder aber sie geht schon im Rückenmarksgrau vor sich. Wir erkennen ohne weiteres aus dieser Darstellung die Übereinstimmung mit der Vorstellung, die *Goldscheider* sich von der Gesamtheit jener Einrichtungen gemacht hat, die der Vermittlung der Schmerzempfindungen dienen. Gegen die Annahme, daß ganz allgemein besondere periphere Einrichtungen zur Auslösung von Schmerzempfindungen fehlen und stets jene Reizaufnahmestellen und Leitungsbahnen zur Verwendung kommen, die zugleich der Vermittlung von Berührungsempfindungen dienen, läßt sich einwenden, daß ohne jeden Zweifel Unterschiede in der Beanspruchung der Körperoberfläche und der in der Tiefe eingebetteten, geschützten Organe in bezug auf jene Einrichtungen vorhanden sind, die zur Schmerzempfindung führen.

Der Schmerz ist der größte Freund des Menschen und des tierischen Organismus überhaupt! Er ist der große Warner und Beschützer! Er macht uns auf drohende und vorhandene Schäden aufmerksam. Es ist klar, daß unsere Haut und alle jene Teile, die unmittelbare Beziehungen zur Außenwelt haben, außerordentlich viel häufiger von Einwirkungen betroffen werden, die abgewehrt werden müssen, als in der Tiefe des Körpers liegende Gewebe. Von inneren Organen ausgelöste Schmerzempfindungen bedeuten Ausnahmefälle. Sie setzen Bedingungen voraus, die nicht der Norm entsprechen. Von diesen Gesichtspunkten aus wäre es wohl denkbar, daß in der Körperoberfläche, d. h. in der Haut, der Konjunktiva, der Kornea, der Schleimhaut der Mundhöhle — die Abb. 260[2])—261[3]) geben einen Einblick in die große Zahl von Stellen der Horn- und Bindehaut und der Rachenschleimhaut, von denen aus Schmerzempfindung auslösbar ist — kurz an jenen Körperteilen, die den Unbilden der Außenwelt ausgesetzt sind, sich mit der Zeit eine Differenzierung vollzogen hat. Vielleicht ist sie noch unvollkommen durchgeführt. Sie geht vielleicht weiter, so daß neben Tastkörperchen, die Berührungs- und Schmerzempfindungen vermitteln, auch Stellen vorhanden sind, die ausschließlich der Auslösung der letzteren zugeteilt sind.

Abb. 260.



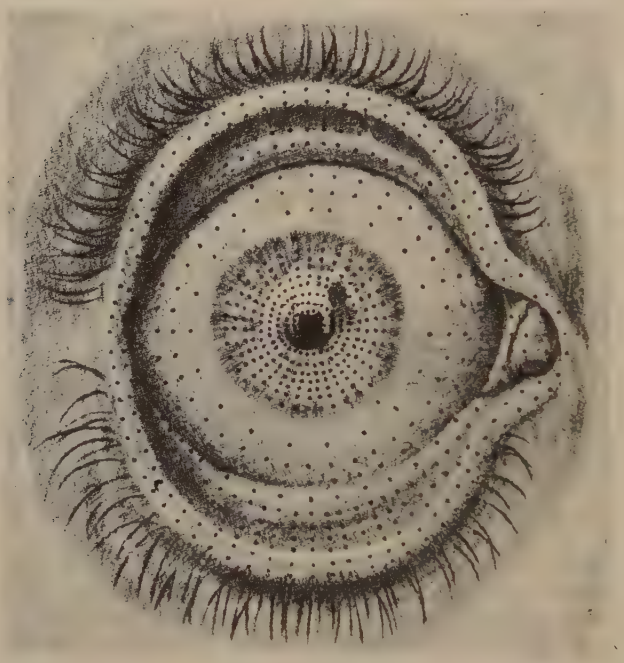
Stellen der Rachenschleimhaut, von denen aus Schmerzempfindung auslösbar ist. Die verschiedene Dichte der Punktierung entspricht den verschiedenen Empfindlichkeitsgraden.

Erwähnt sei noch, daß auch übermäßige Dehnung von Hohlorganen zu Schmerzempfindungen führt. Lungen-, Leber- und Milzgewebe entbehren vollkommen sensibler Nerven. Nichts vermag uns die überragende Bedeutung der Auslösung von Schmerzempfindungen für unser ganzes Dasein eindringlicher klarzulegen, als das Verhalten der

[1]) *L. R. Müller* (Verhandl. d. 37. Kongr. d. deutschen Gesellsch. f. inn. Med. 48. Wiesbaden. J. F. Bergmann, München 1925) ist der Meinung, daß die viszeral ausgelöste Schmerzempfindung im Thalamus zustande kommt. — [2]) Entnommen: *Hans Schriever* und *H. Strughold:* Z. f. Biol. 84. 196 (1926). — [3]) Entnommen: *M. v. Frey* und *H. Strughold:* Z. f. Biol. 84. 326 (1926).

genannten Organe und insbesondere der Lungen bei Zerstörungen von Gewebe. Sie kommen uns in keiner Weise von diesen aus zum Bewußtsein. Wäre das der Fall, dann würde eine Infektion von Lungengewebe mit ihren Folgeerscheinungen der davon befallenen Person die Möglichkeit einer frühzeitigen Erkennung des Leidens geben, gerade so, wie z. B. Zahnschmerzen auf kariöse Stellen an Zähnen aufmerksam machen und zur entsprechenden Behandlung Veranlassung geben. Der Umstand, daß trotz umfangreicher Zerstörung von Lungengewebe keine Schmerzempfindungen zur Auslösung kommen, ist die Hauptursache dessen, daß die Lungentuberkulose eine so schwere Geißel der Menschheit werden konnte und so schwer

Abb. 261.



Topographie des Schmerzsinnes auf Horn- und Bindehaut des menschlichen Auges.

zu bekämpfen ist. Würden geringfügige Veränderungen von Lungengewebe als Warner die Schmerzempfindung haben, dann käme es nicht zu ausgedehnten Herden und damit zu immer neuen Quellen der Infektion.

In diesem Zusammenhang wollen wir Beobachtungen erwähnen, die wir seinerzeit aus Anlaß der Erörterung der Frage nach dem Vorkommen von trophischen Nerven eingehend besprochen haben[1]). Sie sind gleichfalls geeignet, die große Bedeutung der Auslösung von Schmerzempfindungen bzw. von durch entsprechende Reize eingeleiteten Reflexvorgängen darzutun. Wir erwähnten, daß nach Durchschneidung des ersten Astes des Trigeminus die Kornea dann schwerste Veränderungen aufweist, wenn nicht dafür gesorgt wird, daß Schädigungen — vor allem mechanischer Art —

[1]) Vgl. Physiologie II, S. 506.

fern gehalten werden. Wir müssen das operierte Tier künstlich schützen und für den Ausfall der Sensibilität der Kornea Ersatz schaffen.

Erwähnt sei noch, daß allgemein angegeben wird, daß von den Blutgefäßen aus Schmerzen auslösbar seien[1]). Es kommt einerseits das perivaskuläre Gewebe und andererseits die Muskulatur der Gefäße für deren Auftreten in Frage. Es ist fraglich geworden, ob es sympathische Bahnen sind, die zur Auslösung von Schmerzempfindungen in Gefäßen und insbesondere von ihrer Adventitia aus in Betracht kommen[2]). Übrigens zeigen sich große Unterschiede je nach der Art des Blutgefäßes. So beobachtet man z. B. bei der Unterbindung der Arteria thyreoidea superior weithin ausstrahlende Schmerzen, während diejenige der Art. carotis communis zu keiner Schmerzempfindung führt. Schmerzempfindungen sind ferner von der Dura, der Pia und dem Plexus chorioideus auslösbar (Kopfschmerzen!), und zwar liegen die Verhältnisse ganz offensichtlich gleich, wie bei der Hervorbringung von Schmerzen von Eingeweiden der Brust- und Bauchhöhle aus. Die vorhandenen Reizaufnahmestellen — nachgewiesen sind u. a. in der Pia und dem Plexus chorioideus *Meißner*sche Körperchen[3]) und feine Nervennetze mit Endkörperchen (vgl. Abb. 263—264)[4]) — stehen unter normalen Verhältnissen in Beziehung zur Regulation der innerhalb der Schädelhöhle herrschenden Druckverhältnisse. Diese sind in erster Linie von der Menge des Liquor cerebrospinalis abhängig. Zu- und Abfluß dieser Flüssigkeit stehen unter Kontrolle. Es sind sensible und sekretorische Systeme, die Hand in Hand arbeiten. Ist aus irgend einem Grunde (vermehrte Sekretion des Liquors infolge irgend welcher Einwirkung [chemische Einflüsse], erhöhte Erregbarkeit im System sensibel-motorischer Komplex) der Druckausgleich gestört, dann kommt es zu stärkeren Spannungen und damit zu intensiveren Reizen. Die Folge davon ist das Auftreten von Schmerzen. Vor allen Dingen sind die Blutgefäße der Häute der Schädelhöhle reichlich mit feinsten Nervenausbreitungen versehen, die zum Teil mit Anschwellungen beginnen. Auch von ihnen aus kann unter bestimmten Bedingungen Schmerz vermittelt werden.

Abb. 262.

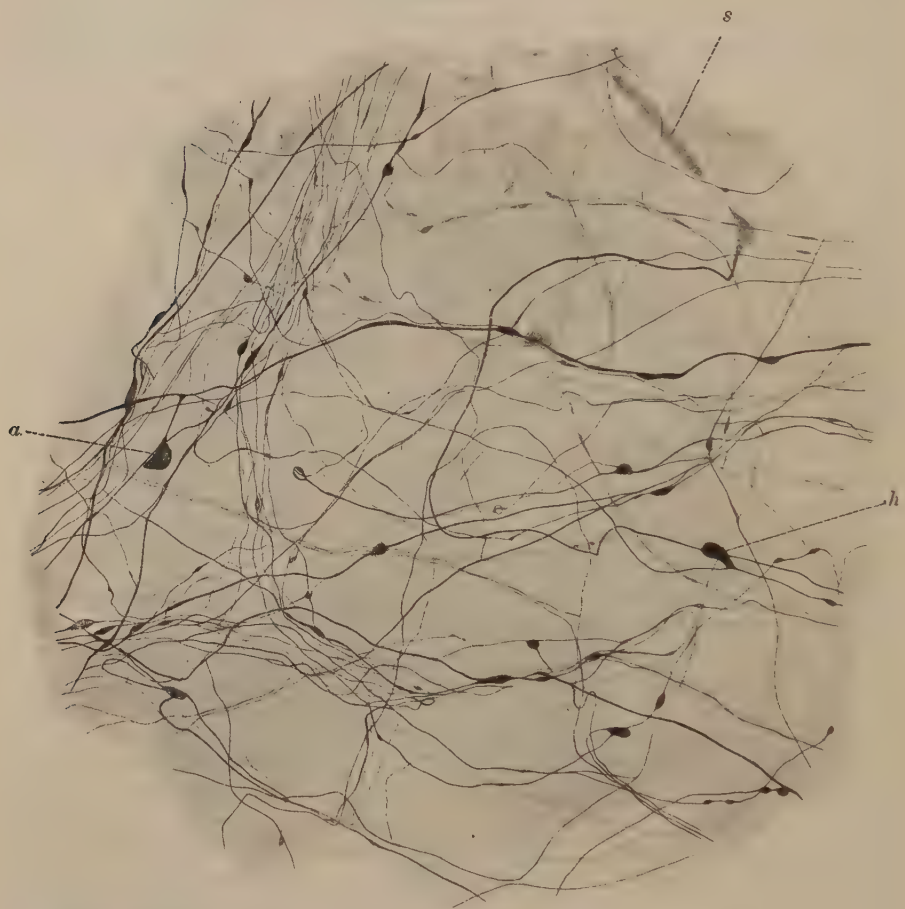
Nervenendigung auf einer Kapillare. 1000fach vergrößert. Zeichnung auf $^9/_{10}$ verkleinert.

Gemeinsam ist nach allen bisherigen Feststellungen der viszeral ausgelösten Schmerzempfindungen die äußerst mangelhafte Lokalisation. Ferner ist von großem Interesse, daß diese häufig

[1]) Vgl. *W. Odermatt: Bruns* Beitr. zur klin. Chir. **127**. Nr. 1 (1922). — Vgl. über die Leitungsbahn der Schmerzempfindung vermittelnden Gefäßnerven *K. Brüning:* Klin. Wschr. **3**. Nr. 46 (1924). — *H. Dennig:* Ebenda. **3**. Nr. 17 (1924); **4**. Nr. 2 (1925). — *O. Wiedhopf:* Münchener med. Wschr. Nr. 11 (1925). — [2]) Vgl. *L. Hirsch:* Arch. f. klin. Chir. **137**. 251 (1925); **139**. 225 (1926); Klin. Wschr. **5**. 651 (1926). — [3]) Vgl. *Ph. Stöhr:* Z. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **63**. 562 (1922); **64**. 555 (1922). — *H. Berger:* Arch. f. Psych. u. Nervenheilkde. **70**. H. 2 (1924). — [4]) Entnommen: *Ph. Stöhr:* Z. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **63**. 579, 590, 593 (1922).

mit Gefühlen bestimmter Art verknüpft sind. Gehen die Schmerzempfindungen von Bauchorganen aus, dann gesellen sich Gefühle der körperlichen Schwäche, der Ohnmacht, des Übelbefindens oft verbunden mit Erbrechen dazu[1]). Sind es Brustorgane, die jene einleiten, dann finden sich oft Angstzustände gesteigert bis zum Vernichtungsgefühl und zur Todesfurcht.

Abb. 263.



Nervöses Geflecht aus der Tela des 3. Ventrikels. 500fach vergrößert. Zeichnung auf $^4/_5$ verkleinert. a = freies Endkörperchen, k = nervöses Köpfchen, das in das Geflecht eingeschaltet ist, s = längliche Anschwellung einer Nervenfaser.

Bemerkenswert ist ferner die Beziehung zum Thalamus, von dem aus Verbindungen zu den sympathischen Zwischenhirnzentren vorhanden sind. Von diesen aus strahlt die Erregung in mehr oder weniger ausgedehntem Maße in die verschiedensten Innervationsgebiete des sympathischen Systemes hinein. Folgen sind: Erblassen, Ausbruch von Schweiß, Veränderung der

[1]) Vgl. hierzu *L. R. Müller:* l. c. S. 529, Zitat 1.

Pupillenweite, Einwirkung auf die glattmuskeligen Sphinkteren (Harnblase, Enddarm) usw.

Es interessiert uns noch, zu erfahren, in welchem Ausmaße Schmerzempfindungen von unter der Haut gelegenen Geweben auslösbar sind. Die vorhandenen Angaben weichen zum Teil ganz wesentlich von einander ab. Einheitlich sind die Mitteilungen über das Verhalten des Periostes der Knochen. Von ihm aus kommt es leicht zur Auslösung von Schmerzempfindungen. Quergestreifte Muskulatur, Sehnen und Gelenkkapsel vermitteln ebenfalls solche, jedoch ist offenbar die Art des Reizes und der ganze Zustand der Gewebe maßgebend für die Intensität des „gefühlten" Schmerzes. Auch bei diesen Organen ist es sehr fraglich, ob man einen besonderen peripheren Reizaufnahme- und Leitungsapparat anzunehmen hat. Von den Gelenkflächen und den Knochen lassen sich keine Schmerzempfindungen auslösen[1]).

Abb. 264.

*Meißner*sches Körperchen aus der Tela des 4 Ventrikels. 500fach vergrößert. Zeichnung auf $^4/_5$ verkleinert.

Gegenüber der sehr unsicheren Lokalisation von Schmerzempfindungen, die von Eingeweiden ausgelöst werden, ist zu bemerken, daß von der Körperoberfläche aus hervorgerufene unvergleichlich viel sicherer lokalisiert werden, jedoch ist das absolute Erkennungsvermögen für die Örtlichkeit von Schmerzreizen ein schlechteres als für Druckreize[2]). Es sind ferner die Raumschwellen für den „Schmerzsinn" höhere als beim Drucksinn. Angefügt sei, daß auch die Reaktionszeit sich bei der von der Haut ausgelösten Schmerzempfindung anders verhält als die der Berührungsempfindung zugehörige, und zwar ist sie verlängert. Die mittlere „Schmerzreaktionszeit" beträgt 0·375 Sekunden[3]). Zum Vergleich sei mitgeteilt, daß für Berührung die Reaktionszeit etwa 0·130, für Kaltreiz 0·225—0·250 und für Warmreiz 0·5 Sekunden beträgt.

Wir haben bei der Besprechung der Auslösung von Schmerzempfindungen von der Haut aus bereits S. 516 des Umstandes gedacht, daß verschiedene Empfindungsqualitäten auftreten können. Darunter nannten wir

---

[1]) Vgl. *K. G. Lennander:* Gesammelte Werke. **1**. 138. Upsala 1912. — *H. Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **32**. 217 (1914). — [2]) *E. v. Skramlik:* Z. f. Sinnesphysiol. **56**. 135 (1924). — *B. Mayer;* Ebenda. **56**. 141 (1924). — [3]) Vgl. u. a. *C. A. Sonnenschein:* In.-Diss. Gießen 1920.

das Jucken. Es ist nicht auslösbar, wenn Analgesie besteht[1]). Auch die Empfindung des Kitzels ist in das Gebiet jener Empfindungen eingereiht worden, die in jener des Schmerzes gipfeln. Während über die Beziehung des Juckens zur Schmerzempfindung eine einheitliche Auffassung[2]) vorhanden ist[3]), ist das beim Kitzel nicht der Fall. Es wird diese Empfindung von denjenigen Forschern, die Berührungs- und Schmerzsinn als bereits in der Peripherie getrennt angelegte Sinne betrachten, mit dem Drucksinn in Beziehung gebracht. Jene Forscher, die nur einen Reizaufnahmeapparat zur Auslösung von Druck- und Schmerzempfindungen annehmen, betrachten den Kitzel als eine besondere Empfindungsart, und zwar bedingt durch die schwächste Erregung jener sensiblen Nerven, deren Reizaufnahmestellen durch mechanische Reize erregt werden[4]). Sicher festgestellt ist[5]), daß der Kitzel, der durch das Verbiegen eines Haares oder durch Deformation der Haut in der Gegend eines Druckpunktes hervorgerufen werden kann, sehr rasch verblaßt und in dieser Eigenschaft dem Verhalten von Druckempfindungen entspricht. Juckempfindungen halten dagegen lange vor, und zwar auch dann, wenn sie nur von einer Stelle aus ausgelöst sind. Will man Kitzelempfindungen andauern lassen, dann muß man den sie auslösenden Reiz auf der Haut entlang führen. Auch in der Reaktionszeit findet sich Übereinstimmung mit der den Druckempfindungen eigenen, während die Juckempfindungen sich in dieser Hinsicht mehr jenen Verhältnissen nähern, die den Schmerzempfindungen eignen: örtlich verschiedenes Verhalten und verhältnismäßig lange Reaktionszeit. Wichtig ist auch, daß beide Arten von Empfindungen verschiedene Reflexe auslösen. Kitzel führt zum Schauder und Jucken zum Kratzen.

Aus unseren ganzen Darlegungen geht hervor, daß über dem „Schmerzproblem" noch mancher ungelüftete Schleier ausgebreitet ist. Der Schmerz nimmt eine Sonderstellung unter allen Gefühlen ein. Man spricht von Empfindungen, obwohl der wesentlichste Grundzug des Schmerzes das Fehlen von Beziehungen zur Außenwelt ist. Er umfaßt eine große Anzahl von Qualitäten, angefangen von jenen Schmerzgefühlen, die in nächster Verwandtschaft zu Druck- und Berührungsempfindungen stehen — Jucken — bis zum sogenannten Seelenschmerz, für den keine periphere, ihn auslösende Momente in Betracht kommen. Auch bei ihm findet ein Ausstrahlen von Erregungen in weite Gebiete statt. Vor allem ist das sympathische und parasympathische Nervensystem in weitem Ausmaße beteiligt.

Für den Arzt ist der Schmerz von grundlegender Bedeutung! Sei es nun, daß der Patient sie empfindet und in bestimmter Weise lokalisiert, sei es, daß latente hyperalgetische Felder vorhanden sind, die erst bei der Sensibilitätsprüfung aufgedeckt werden, so erhält er in jedem Falle wichtige Anhaltspunkte zur Feststellung des Sitzes von Veränderungen. Wir verfügen über zahlreiche Mittel, den Schmerz zu bekämpfen. Er ist ein

---

[1]) *F. Lebermann:* Z. f. Biol. **75**. 239 (1922). — [2]) *S. Alrutz* nimmt für die Auslösung der Empfindungen Jucken und Kitzel besondere Sinnesapparate an: Skand. Arch. f. Physiol. **20**. 371 (1908). — [3]) Vgl. *A. Goldscheider: Pflügers* Arch. **105**. 16 (1916); **168**. 50 (1917); Z. f. Sinnesphysiol. **57**. 15 (1925). — *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **76**. 23 (1922); **79**. 303 (1923). — Vgl. auch *Basler:* Münch. med. Wschr. **60**. 1809 (1913). — [4]) *A. Goldscheider:* Z. f. Sinnesphysiol. **57**. 15 (1925). — [5]) *M. v. Frey:* Skand. Arch. f. Physiol. **43**. 93 (1923). — Vgl. auch *K. Felix* und *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **78**. 45 (1923).

Warner von unersetzbarem Werte und zugleich auch ein Quäler. Ihn zu bekämpfen und zugleich seine Auslösbarkeit zu erhalten, ist des Arztes vornehmste Aufgabe. Ein schmerzender Zahn ist nicht dann „erfolgreich" behandelt, wenn durch Zerstörung der Zahnpulpa und der damit verknüpften Ausschaltung der Reizaufnahmestellen der Zahn aus der Reihe jener Körperstellen ausgeschaltet ist, die als Warner bei drohenden oder bereits vorhandenen Schäden in Funktion treten, vielmehr gilt es das Vermögen der Schmerzauslösung zu erhalten. Jede Behandlung einer Störung im Organismus muß kausal bedingt sein. Die Ursache der Schmerzauslösung gilt es, zu beseitigen und nicht nur den Schmerz als solchen für einige Zeit in seiner Intensität zu brechen. Jede Behandlungsart des Organismus soll eine biologische, eine erhaltende sein!

Vorlesung 21.

Reizaufnahmestellen, für die mechanische Einflüsse den adäquaten Reiz darstellen und die von ihnen auslösbaren Empfindungen und Gefühle.

Wir kommen nunmehr zur Betrachtung eines Sinnes, Berührungs- oder Drucksinn genannt, der uns teils für sich, teils mit anderen Sinnesorganen zusammen Empfindungen von allergrößter Bedeutung vermittelt. Wir vermögen diese nicht ohne weiteres aus Kenntnissen zu erschließen, die uns das spezielle Studium des Berührungssinnes und der sich anschließenden Empfindungen vermittelt. Unser Bestreben ist, jede Qualität von Empfindungen oder doch Gruppen nah verwandter möglichst scharf abzugrenzen. Wir fragen nach der besonderen Art des adäquaten Reizes, versuchen festzustellen, ob ein bestimmt gebautes Sinnesorgan in Beziehung zur Vermittlung einer besonderen Empfindung gebracht werden kann. Endlich folgen wir der Nervenbahn, die peripher ausgelöste Erregungen nach zentralen Stellen leitet. Schließlich fahnden wir nach jenen Stellen in der Großhirnrinde, in der jene Vorgänge sich vollziehen, die in Gestalt einer bestimmten Empfindung in Erscheinung treten. Wir fragen nach der Reizschwelle, interessieren uns für die Unterschiedsschwelle und prüfen, ob eine Raumschwelle in Betracht kommt usw. Überblicken wir dann die zahlreichen Einzelergebnisse, dann steht ein Mosaikwerk vor uns, das uns ebenso wenig ganz befriedigen kann, wie etwa die Zergliederung der Stoffwechselvorgänge in einzelnes Geschehen ohne nachfolgende Verknüpfung der Teilvorgänge zu einem Gesamtbild. Wir können jedoch das letztere nicht vor uns erstehen lassen, ohne den Gesamtstoffwechsel in immer feinerer Kleinarbeit Stufe für Stufe in all seine ungezählten Einzelprozesse aufzulösen. Diese nach getaner analytischer Arbeit in der richtigen Weise in den gesamten großen Rahmen des Gesamtstoffwechsels hineinzustellen, das ist die eigentliche Großtat der Forschung. Jede Zeitepoche hat ihr besonderes Angesicht. Die unsere ist groß im Zergliedern. Darüber sind vielfach die Zusammenhänge der so innig mit einander verflochtenen Einzelvorgänge mit dem Gesamtgeschehen im Organismus verloren gegangen. Wir sprechen von einem Kohlenhydrat-, einem Fett-, einem Eiweiß-, einem Mineralstoffwechsel und doch wissen wir, daß alle organischen Verbindungen Abbaustufen durchlaufen, in allen gemeinsam sind, und daß kein einzelner Stoffwechselvorgang denkbar ist, der sich nur in einer Stoffgruppe auswirkt. Es ist uns ferner bekannt, daß jeder Stoffwechselvorgang in Beziehung zu bestimmten Zustandsformen von Zellbestandteilen steht und

Ionen dabei eine maßgebende Rolle spielen. Endlich wissen wir, daß es wohl Vitamine, Fermente, Inkretstoffe usw. gibt. Sie alle erhalten jedoch ihre Bedeutung erst im Gesamtgeschehen der Einzelzelle und des gesamten Organismus. Wir kennen jedoch zur Zeit keinen anderen Weg als den der möglichsten Spezialisierung in der Fragestellung, um die in so mannigfacher Weise ineinander greifenden Zellvorgänge zu entwirren. Wir wissen, daß das Problem der physikalischen und chemischen Struktur jenes Eiweißes, das in den Zellen so mannigfache Funktionen erfüllt, nicht mit der Erkenntnis seiner Bausteine und ihrer Eigenschaften gelöst ist. Wir zergliedern Proteine und häufen Kenntnis auf Kenntnis, und doch bleibt die Kernfrage nach der wahren Natur dieser Körperklasse mit einem dichten Schleier verhüllt. So stehen wir auf der ganzen Linie vor im Prinzip gleichen Forschungsrichtungen. Es verbleibt die Empfindung eines in den wesentlichsten Punkten unfertigen Bauwerkes. Derartige Gedanken drängen sich besonders stark bei Betrachtung jener Kenntnisse auf, die das Studium des Berührungssinnes erbracht hat. Die tägliche Beobachtung zeigt uns, was er uns für Empfindungen und damit Erfahrungen vermittelt. Vergleichen wir damit das, was uns die „Physiologie des Druckpunktes" an Erkenntnissen vermittelt hat, dann haben wir trotz ihrer grundlegenden Bedeutung die Empfindung, Wissen vor uns zu haben, das — für sich allein betrachtet — uns kein vollkommenes Bild von den Funktionen des Drucksinnes ergibt. Erst hineingestellt in das von andern Sinnen aus ausgelöste Geschehen enthüllt sich vor uns die ganze große Bedeutung des Drucksinnes für unseren ganzen Bewußtseinsinhalt und unser Innenleben.

Eine Betrachtung der Sinnesorgane nur in jenem Rahmen, den die physiologische Forschung geschaffen hat, kann nie und nimmer ganz befriedigen [1]). Er ist zu eng! Hier schließt sich die psychologische Forschung an. Brücke um Brücke ist geschlagen worden, um die beiden Wissensgebiete Sinnesphysiologie und -psychologie mit einander in Beziehung zu bringen. Jetzt werden auch diese beseitigt, denn Gebiet stößt unmittelbar an Gebiet. Es sind keine Grenzen mehr zu erkennen. Die vorhandene Arbeitsteilung wird jedoch noch auf lange Zeit hinaus nötig sein. Der Physiologe wird weiterhin den elementarsten Vorgängen nachgehen, und der Psychologe die großen Zusammenhänge erforschen und sein Hauptinteresse der Analyse und Synthese der Komplexempfindungen zuwenden. Er wird vielfach der Natur näher bleiben als wir. Hüten wir uns davor, den Zusammenhang mit der Wirklichkeit zu verlieren! Diese Hinweise an der Spitze unserer Darlegungen über den Drucksinn sollen dazu anregen, im Anschluß an das Studium der Ergebnisse physiologischer Forschung das Interesse der Psychologie zuzuwenden, umfaßt sie doch ein gewaltiges Erkenntnismaterial, das für jeden Naturforscher und insbesondere auch für den Arzt von grundsätzlichster Bedeutung ist.

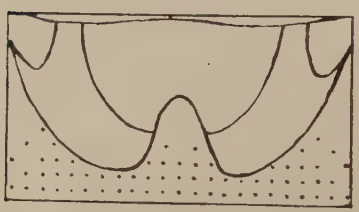
Der Berührungs- bzw. Drucksinn hat uns bereits wiederholt beschäftigt. Wir erfuhren, daß vielfach von ihm ausgehende Empfindungen zentral mit solchen zusammen verwertet werden, die von anderen Sinnesorganen aus zur Auslösung kommen. Es sei an das S. 460 über gemischte Geruchsempfindungen und S. 486 über gemischte Geschmacksempfindungen

[1]) Vgl. hierzu *David Katz:* Der Aufbau der Tastwelt. Zeitschr. für Psychologie. Ergänzungsband. **11**. 1 (1925).

Gesagte erinnert und ferner auf die Empfindung Naß hingewiesen, an deren Zustandekommen der Druck- und Kaltsinn beteiligt sind. Vor allen Dingen beschäftigte uns der Berührungssinn sehr stark bei der Erörterung des Schmerzsinnes. Wir erfuhren, daß die Meinung besteht, daß ein und dieselbe Reizaufnahmestelle je nach der Art des Reizes zu Empfindungen der Berührung oder des Schmerzes führen könne. Ist diese Ansicht für die die Oberfläche des Organismus treffenden Reize auch noch strittig, so trifft sie ohne Zweifel für die Auslösung von Schmerzempfindungen von tiefer gelegenen Geweben aus zu.

Es gelang *Blix*[1]) bei der Untersuchung der Haut mit schwellennahen und kleinflächigen Reizen den Nachweis zu führen, daß sich die Empfindung der Berührung bzw. des Druckes nur von ganz bestimmten Stellen aus auslösen läßt, d. h. mit anderen Worten: wird die Haut mittels eines sog. Tasthaares von Punkt zu Punkt berührt, dann gibt die Versuchsperson nur von bestimmten Stellen aus an, berührt worden zu sein. Hat man sich diese gemerkt, indem man sie z. B. durch ein Tröpfchen Tinte oder Farbe oder sonstwie auszeichnet, dann findet man, daß stets dann, wenn jene Punkte wieder berührt werden, eine entsprechende Empfindung ausgelöst wird. Sie sind Druckpunkte genannt worden. Wesentlich ist, daß sie von einander durch Hautflächen getrennt sind, von denen aus die Auslösung einer Berührungsempfindung nicht gelingt. Sie finden sich da, wo Haare vorhanden sind, in der Projektion der Haarwurzel auf die Oberfläche der Haut. Auch die unbehaarten Hautteile weisen Druckpunkte auf. Ferner lassen sich Druckempfindungen von der Mundschleimhaut, vom Rachen [vgl. hierzu Abb. 265 [2])], dem Naseneingang, von der Analschleimhaut, vom äußeren Gehörgang und nach der Ansicht mancher Forscher (vgl. S. 520) auch von der Konjunktiva und der Kornea aus auslösen. Die folgende Übersicht gibt einige Befunde wieder, die beim Aufsuchen von Druckpunkten an verschiedenen Körperstellen erhoben worden sind. Gleichzeitig ist die mittlere Schwelle angegeben [3]).

Abb. 265.



Druckpunkte in der Rachenschleimhaut. An den nicht punktierten Stellen fehlen sie.

	Dichte der Druckpunkte pro cm^2	Mittlere Schwelle in g/mm
Handgelenk, Beugefläche	28·53	1·12
„ Dorsalfläche	28·0	1·2
„ Proc. styl. ulnae	20·5	1·42
„ radiale Fläche	25·75	1·44
Unterarm, Mitte der Beugefläche	16·08	1·24
„ oberer Teil der Beugefläche	9·33	1·42
Ellenbeuge	12·16	1·33

[1]) *M. Blix:* Z. f. Biol. **21**. 153 (1885). — [2]) Entnommen: *Hans Schriever* und *H. Strughold:* Z. f. Biol. **84**. 196 (1926). — [3]) Vgl. *M. v. Frey:* Abhandl. d. Gesellsch. d. Wissensch., Leipzig. **23**. 232 (1896). — *Kiesow: Wundt*s philosoph. Studien. **19**. 296 (1902). — *F. Hacker:* Z. f. Biol. **64**. 213 (1914).

	Dichte der Druckpunkte pro cm^2	Mittlere Schwelle in g/mm
Oberarm, Mitte der Beugefläche	9·33 10·19	1·44
Fußrücken	23·75	1·27
Unterschenkel, Mitte der Vorderfläche . .	55·6	2·16
Wade	5·8	1·45
Oberschenkel, Vorderfläche über dem Knie .	14·38	1·35
Brust	21·75	2·7
Rücken	26·25	4·3

Die Gesamtzahl der Druckpunkte der gesamten Körperoberfläche mit Ausschluß des Kopfes ist auf etwa 500000 geschätzt worden. Darunter befinden sich rund 62500 mit einem kleineren Schwellenwert als 0·5 g/mm [1]). Zu jedem Haar gehört ein Druckpunkt. Schon die leiseste Berührung eines solchen wird wahrgenommen. Der über die Haut herausragende Teil des Haares wirkt dabei als langer Hebelarm und überträgt seine Bewegungen auf den kurzen, in der Kutis verankerten Hebelarm [2]). Nun ist, wie aus Abb. 266 [3]), S. 540, zu ersehen ist, der Haarschaft von einem Geflecht von feinsten Nervenfasern umgeben. Auf diese wirken die Lageveränderungen des Haares als Reiz. Offenbar beruht die leichtere Auslösbarkeit einer Druckempfindung von Haaren als von der Haut selbst aus darauf, daß im ersteren Falle — abgesehen von der Verstärkung der Bewegung durch den zweiarmigen Hebel — der mechanische Reiz dem Reizaufnahmeapparat direkt zugeführt wird, während im letzteren die mehr oder weniger dicke und verhornte Epidermis sich störend bemerkbar macht. Wird eine behaarte Hautstelle rasiert, dann findet man, daß jetzt stärkere Reize erforderlich sind, um eine Druckempfindung auszulösen als zuvor. Außer dem genannten Reizaufnahmeapparat finden wir in der Haut noch andere Einrichtungen, die auf mechanische Reize ansprechen. Es sind dies die *Meißner*schen Tastkörperchen [4]) [vgl. Abb. 267 [3]) und Abb. 268 [3]), S. 540].

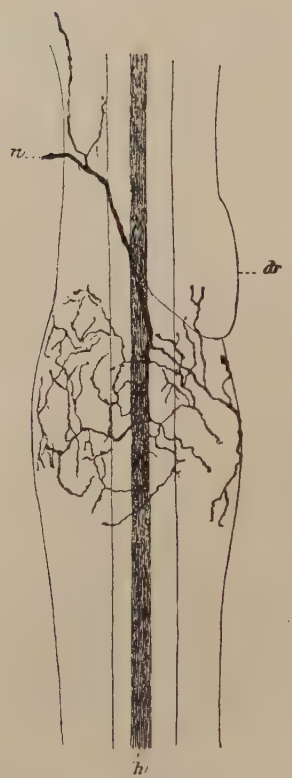
Wenden wir uns nunmehr der Frage nach dem adäquaten Reiz der genannten Reizaufnahmestellen zu. Sie ist ebenso wenig genau zu beantworten, wie bei den übrigen Sinnesorganen [5]). Wir wissen nicht, ob z. B. Lichtenergie unmittelbar als Reiz wirkt oder aber, ob durch sie Vorgänge ausgelöst werden, die das eigentliche reizende Moment darstellen (z. B. photochemische Prozesse). Wir wissen, daß mechanische Reize es sind, die unter gewöhnlichen Verhältnissen — auch der elektrische Reiz führt zu einem Erfolg [6]), er stellt jedoch einen inadäquaten Reiz dar — die Empfindung der Berührung, des Druckes und des Schwirrens (Vibration)

---

[1]) Vgl. *Joh. Litmanen* und *H. Salenius:* Skand. Arch. f. Physiol. **36**. 291 (1918). — [2]) *Aubert* und *Kammler: Moleschotts* Unters. zur Naturlehre. **5**. 45 (1848). — [3]) Entnommen: *Fr. Kopsch: Raubers* Lehrbuch der Anatomie. Abt. 6, Sinnesorgane. 7. Aufl. Georg Thieme, Leipzig 1908. — [4]) Vgl. hierzu *M. v. Frey:* Abhandl. d. Gesellsch. d. Wissensch. Leipzig. **23**. 255 (1896). — Vgl. auch *G. Marinesco:* C. r. de la soc. de biol. **85**. 542 (1921). — [5]) *U. Ebbecke: Pflügers* Arch. **211**. 485 (1926). — [6]) *Tschirjew* und *de Watteville:* Brain. **2**. 163 (1880). — *R. v. Zeynek:* Nachr. der Gesellsch. der Wissensch., Göttingen, math.-physikal. Kl. 94 (1899). — *Leontowitsch:* Z. f. Sinnesphysiol. **43**. 17 (1909). — *E. G. Martin, Porter* und *Nice:* Psychol. review. **20**. 194 (1913). — Auf Entladungen eines Hochfrequenztransformators erfolgt interessanterweise keine Auslösung einer Empfindung; vgl. *W. Nernst: Pflügers* Arch. **122**. 275 (1908). — *R. v. Zeynek* und *E. v. Bernd:* Ebenda. **132**. 20 (1910).

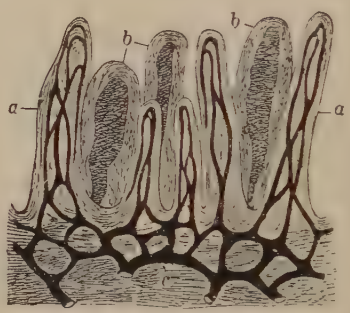
hervorbringen, und möglicherweise gehört auch die Empfindung des Kitzels in die Reihe der eben erwähnten Empfindungsarten. Wir werden uns später noch darüber zu unterhalten haben, ob alle vier erwähnten Empfindungsqualitäten auf das engste miteinander verknüpft oder aber streng voneinander abgegrenzt sind. Wir wollen ferner außer acht lassen, daß außer jenen Sinneseinrichtungen, die in der Hautoberfläche vorhanden sind, noch solche in tiefer liegenden Geweben (Muskeln, Sehnen, Faszien, Gelenkkapsel.

Abb. 266.



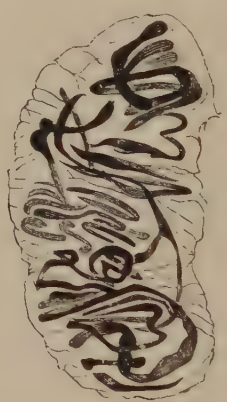
Am Haar endigende Nerven. n = Nerven; dr = Talgdrüse.

Abb. 267.



Gefäß- und Tastpapillen der Haut des Zeigefingers (200 : 1). a = Gefäßpapillen; b = Tastpapillen mit Tastkörperchen. c = Gefäßnetz an der Basis der Papillen.

Abb. 268.



Tastkörperchen der Fingerhaut des Menschen.

Gelenkbänder) vorkommen, die ebenfalls durch mechanische Reize (Druck, Dehnung usw.) erregt werden. Wir werden ihrer gedenken, wenn wir jene Leistungen des Drucksinnes besprechen werden, die ihm in Gemeinsamkeit mit den Funktionen der erwähnten Tiefensensibilität eine so überragende Bedeutung gibt; nämlich jene, die bei aktiven Bewegungen zum Zwecke der sukzessiven Einwirkung von Gegenstandsteilen auf Reizaufnahmestellen des Drucksinnes zur Entfaltung kommen. Wir meinen die Funktion des Tastens und die Tastempfindung.

An die Spitze der ganzen Darlegungen über das beim Drucksinn in Frage kommende Reiz auslösende Moment wollen wir die folgende Beobachtung stellen [1]). Setzt man größere Hautflächen einem an allen Stellen gleich großen Druck aus, dann kommt es zu keiner Auslösung einer Druckempfindung. Taucht man z. B. den Vorderarm in körperwarmes Quecksilber ein, dann lastet auf allen untergetauchten Stellen der Haut der gleiche Druck. Obwohl dieser sehr groß ist, fehlt jede Empfindung eines Druckes. Nur von jenem Teil des Armes aus kommt es zur Auslösung einer solchen, der an der Grenze von Luft und Quecksilber liegt. Betrachten wir diese Stelle genauer, dann erkennen wir, daß eine ringförmige Einschnürung vorhanden ist. An ihr stößt jene Hautfläche des Armes, die dem Luftdruck ausgesetzt ist, an jene, die unter Quecksilberdruck steht. Es besteht hier ein Druckgefälle, und dieses ist offenbar maßgebend für die Auslösung jenes Reizes, als dessen Erfolg die Druckempfindung auftritt [2]). Die Haut ist an der erwähnten Grenze „deformiert". Sie ist je nach den vorhandenen Druckverhältnissen mehr oder weniger tief beeinflußt. Gewebsflüssigkeit wird verschoben. Ferner ist, sobald die Wirkungen des Druckes umfassendere sind, eine Einwirkung auf das Strömen des Blutes vorhanden. Gewebsteile werden gespannt oder entspannt. Es sei hier gleich eingefügt, daß es gleichgültig ist, ob der Reiz durch Druck, Zug oder Gewebsverschiebung ausgeübt wird — ja bei Einwirkungen auf kleine Hautflächen werden Druck und Zug nicht als verschieden wahrgenommen [3]). Das Wesentliche ist das durch die Deformation herbeigeführte Druckgefälle.

Wir brauchen übrigens nicht zu besonderen Versuchen zu greifen, um darzutun, daß ein auf große Hautflächen ausgeübter gleichmäßiger Druck nicht zur Wahrnehmung gelangt. Wir „fühlen" nämlich unsere Bekleidung im allgemeinen nicht, obwohl bekleidete und unbekleidete Hautteile unter verschiedenen Druckverhältnissen stehen. Erhöhen oder erniedrigen wir den Luftdruck, so kommt uns das nicht in Form einer Druckempfindung zum Bewußtsein. Es fehlt das Gefälle. Die Körperoberfläche steht in ihrer Gesamtheit unter gleichen Druckverhältnissen.

Damit die Deformation einer Hautstelle sich in der Auslösung einer Druckempfindung auswirken kann, müssen bestimmte Bedingungen erfüllt sein. Einmal muß sie einen gewissen Umfang aufweisen, und dann darf sie nicht zu langsam entstehen. Es hat sich herausgestellt, daß an unbehaarten Stellen auf die Haut aufgesetzte Gewichte von 0·1 *g* und an behaarten von 2 *mg* keine Druckempfindung auszulösen vermögen [4]). Wird die Deformation einer Hautstelle, ausgehend von Schwellenreizen, ganz allmählich gesteigert, dann lassen sich Druckgefälle hervorrufen, die nicht wahrgenommen werden, die jedoch dann, wenn sie von der „Schwellendeformation" ausgehend rasch herbeigeführt werden, einen ganz starken Reiz bedeuten und eine ihm entsprechende Empfindung bewirken [5]). Der Umstand, daß die Schwangeren die allmählich zunehmende Spannung der Bauchdecke nicht wahrnehmen, beruht ohne Zweifel auch auf einem „Einschleichen" in starke

---

[1]) *Meißner:* Z. f. rationelle Medizin. **7.** (3). 99 (1859). — [2]) *M. v. Frey* und *F. Kiesow:* Z. f. Psychol. und Physiol. d. Sinnesorg. **20.** 126 (1899). — [3]) *M. v. Frey:* Ber. d. Gesellsch. d. Wissensch., Leipzig. **49.** 464 (1897). — *Hacker:* Z. f. Biol. **61.** 255 (1913). — [4]) *Aubert* und *Kammler: Moleschotts* Unters. z. Naturlehre. **5.** 145 (1858). — [5]) Vgl. *M. v. Frey:* Abhandl. d. Gesellsch. d. Wissensch., Leipzig. **23.** 188 (1896).

Reize. Das gleiche ist der Fall, wenn ein Tumor zur Dehnung von Hautflächen führt. Auch hier fehlt die Empfindung einer Spannung der Haut.

Wir haben hier keinen Sonderfall vor uns, sind wir doch der gleichen Erscheinung auch bei anderen Sinnen begegnet. Wir sprachen von einer Anpassung (Adaptation). Liegt auch beim Drucksinn eine solche vor[1])? Diese Frage haben wir schon S. 30 beantwortet, als wir ganz allgemein von der Wirkung eines Dauerreizes sprachen. Wir legten dar, daß bei Ausübung eines solchen ein Augenblicksreiz um so schwächer zu sein braucht, um die gleiche Druckempfindung wie jener auszulösen, je länger der andauernde Reiz bereits eingewirkt hat. Die Druckempfindung klingt ab. Es wird in gewissem Sinne ein neues Gleichgewicht erreicht. Es handelt sich dabei durchaus nicht um einen Zustand herabgesetzter oder gar aufgehobener Erregbarkeit der die Druckempfindung vermittelnden Reizaufnahmestellen. Man erkennt das daran, daß die Druckentlastung sofort eine Empfindung auslöst. Ferner kann man zeigen, daß Stößen, die sich rasch folgen, fortlaufend Empfindungen bestimmter Art folgen [Kribbeln oder Schwirren[2])], und zwar können jene bis zu einer noch nicht genügend genau festgestellten Frequenz gesteigert werden, ohne daß es zu einer Verschmelzung der Empfindung der Einzelstöße kommt[3]). Daraus geht hervor, daß die Druckempfindungen, die Augenblicksreizen folgen, von außerordentlich kurzer Dauer sind[4]). Durch Aufsetzen einer schwingenden Stimmgabel oder durch Ertönenlassen tiefer Töne (z. B. mittels einer Orgel), läßt sich die Empfindung des Schwirrens hervorrufen[5]). Es ist die Frage aufgetaucht, ob den Vibrationsempfindungen gegenüber den Druckempfindungen Selbständigkeit zukommt[6]). Zahlreiche Beobachtungen haben ihr gerufen. Legt man z. B. die Finger auf das Stativ einer schwach schwingenden Stimmgabel ganz lose auf, dann nimmt man deutlich Vibrationen wahr. Die Vibrationsempfindung bleibt auch dann erhalten, wenn der Druck auf das Stativ fortlaufend gesteigert wird. Ferner erscheinen Druck und Vibration in den entsprechenden Empfindungen als etwas Verschiedenes. Einen besonderen „Vibrationssinn" braucht man jedoch deshalb nicht anzunehmen. Es spricht nichts dagegen, daß die gleichen Sinnesapparate, die dem Drucksinn dienen, auch durch Vibrationen in Erregung versetzt werden. Es ist offenbar die Art des Erregungszustandes, welche die besondere Empfindung bedingt. Es sei in diesem Zusammenhange auch daran erinnert (vgl. S. 517), daß leichte Reizung eines Druckpunktes eine oszillierende Empfindung hervorruft.

In der S. 538 angeführten Tabelle über die Verteilung der Druckpunkte auf der Körperoberfläche sind auch Schwellenwerte angeführt. Sie weisen recht große Unterschiede auf. Dazu ist zu bemerken, daß aus naheliegenden Gründen die Schwellenwertbestimmung nur relative Werte ergeben kann, soweit es sich nicht um Druckpunkte handelt, die in Beziehung zu Haaren stehen. Wir können nämlich nicht die Sinnesorgane

---

[1]) *M. v. Frey* und *Goldmann:* Z. f. Biol. **65**. 185 (1914). — *M. v. Frey:* Verh. der physikal.-med. Gesellsch., Würzburg 1917. — [2]) *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **65**. 417 (1915). — [3]) Vgl. hierzu *Wittich: Pflüger*s Arch. **2**. 329 (1869). — *Bryant:* Arch. f. Ohrenhkd. **82**. 209 (1910). — [4]) Vgl. auch *M. v. Vintschgau* und *A. Durig: Pflüger*s Arch. **69**. 307 (1898). — *A. Basler: Pflüger*s Arch. **143**. 230 (1912). — [5]) *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **65**. 417 (1915). — [6]) Vgl. *David Katz:* Der Aufbau der Tastwelt. Z. f. Psychol. Abt. 1. Ergänzungsband 11 (1925).

direkt reizen, vielmehr üben wir einen Druck oder Zug auf eine mehr oder weniger leicht deformierbare Hautfläche aus. Die Dicke der Haut und vor allem auch ihre Beschaffenheit (Verhornung) macht sich dabei natürlich ganz wesentlich geltend. Das Studium der Schwellenreize hat zu einer ganzen Anzahl interessanter Beobachtungen geführt, insbesondere, wenn Unterschiedsschwellen aufgesucht werden. Wir wollen einiger davon gedenken, und zwar vornehmlich deshalb, um darzutun, daß ein scheinbar relativ einfacher Vorgang — Deformation einer Hautstelle und damit Hervorrufung eines Druckgefälles und anschließend daran einer bestimmten Empfindung — in Wirklichkeit mannigfache Erscheinungen in sich birgt, die Beziehungen viel komplizierterer Art verraten, als man zunächst anzunehmen geneigt ist.

Zunächst sei erwähnt, daß auf den behaarten Teilen der Haut das günstigste, d. h. den geringsten Energieaufwand erfordernde Verfahren zur Erregung der „Drucknerven" in der Bewegung der zugehörigen Haare besteht[1]). Es ist natürlich nicht möglich, die zur Auslösung einer Druckempfindung angewandte Energie genau anzugeben, weil ja nur ein Teil davon zur Herbeiführung jenes Zustandes führt, den wir den erregten nennen. Ein Anteil der Energie wird zur Deformierung der Haut verwendet. Er ist natürlich je nach den Widerständen, die zu überwinden sind, verschieden groß. Wir wissen ferner nicht, was sonst noch für Vorgänge in Betracht kommen, ehe die mechanische Energie in jene Form umgesetzt ist, die den Empfindungsvorgang im Gefolge hat. Es kommt noch hinzu, daß, wie wir bereits erfahren haben, die Dichte, in der die Druckpunkte auf der Haut verteilt sind, an verschiedenen Stellen eine verschiedene ist. Reizen wir nicht von einem Haar aus, lassen wir vielmehr Druck oder Zug auf eine Hautstelle direkt einwirken, dann ist einerseits die Anzahl der erregten „Druckbahnen" eine verschiedene und andererseits wird bei einer weniger dichten Anordnung der Druckpunkte ein größerer Anteil der aufgewandten Energie ohne Nutzeffekt in Hinsicht auf den Erregungsvorgang zur Deformierung druckpunktloser Hautstellen verwendet.

Es konnte gezeigt werden, daß bei Erregung einer Druckbahn, d. h. der zur Druckstelle gehörenden Reizaufnahmestelle, vom zugehörigen Haare aus etwa $^1/_{50}$ Erg erforderlich sind. Berücksichtigt man die zur Deformierung der Kutis aufgewandte Energie, dann verbleiben noch etwa $^1/_{500}$ Erg als Schwellenwert für die Auslösung des eigentlichen Erregungsvorganges[2]). Erfolgt die Reizung durch Stoß gegen den Druckpunkt, dann sind zwanzig- bzw. zweihundertfach größere Energiemengen zur Auslösung eines Reizerfolges erforderlich. Wir erkennen in den Haaren wichtige Hilfsvorrichtungen im Dienste des Drucksinnes. Durch sie erfolgt Konzentration von Reizenergie auf eine kleine Fläche.

Wird ohne Vermittlung der Haare gereizt, dann sind kleinflächige Reize wirksamer als großflächige. Bei den letzteren muß, wie oben schon erwähnt, ein mehr oder weniger erheblicher Anteil der aufgewandten Energie mit zur Deformierung druckpunktloser Hautstellen verwendet werden. Je dichter die Druckpunkte stehen, um so geringer ist dieser. Verglichen mit dem Licht- und Schallsinnesorgan, bei denen Reize bis

---

[1]) *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **70**. 333 (1920). — [2]) *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **70**. 333 (1920). — Vgl. auch *O. Wiener:* Die Erweiterung unserer Sinne. 9, 17, 35. Leipzig 1900.

herab zu 5.10^{-16} bzw. $1{\cdot}3$ bis $2{\cdot}6.10^{-10}$ wirksam sind, stellt der Drucksinn ein ganz bedeutend stumpferes Sinnesinstrument dar.

Die Wirkung eines auf die Haut ausgeübten Druckes hängt abgesehen von seiner Größe von derjenigen der beeinflußten Hautfläche ab. Der gleiche Druck ist, wie schon erwähnt, bei kleiner Fläche wirksamer als bei großer, doch gilt dieser Satz nur innerhalb gewisser Grenzen. Es hat sich nämlich herausgestellt, daß der aufzuwendende Druck, der zu einem Erfolg, d. h. zu einer Druckempfindung führt, bei einer Hautfläche von $0{\cdot}4$—$0{\cdot}5$ mm^2 ein Minimum hat. Mit von dieser Flächengröße aus zu- und abnehmender Fläche werden größere Drucke erforderlich. Es steigen die Druckwerte im ersteren Fall langsam, im letzteren schnell an[1]).

Wir können auch beim Drucksinn der Frage nachgehen, wann bei gegebener Druckeinwirkung ein Druckzuwachs zur Wahrnehmung gelangt. Wir sind diesem Problem bei jedem einzelnen Sinne begegnet und haben seinerzeit (vgl. S. 23ff) insbesondere besprochen, ob die Unterschiedsschwelle in ihrer Größe von der dem zweiten Reiz vorausgegangenen Reizgröße abhängig ist. Wir bejahten diese Frage und stellten fest, daß, je größer die letztere ist, um so größer der nachfolgende Reiz sein muß, damit es zu einer Erkennung des Reizzuwachses kommt. Wir haben ferner mitgeteilt, daß beim Drucksinn innerhalb gewisser Grenzen (Ausnahmen: Nähe des Schwellenwertes und sehr starke Drucke) zwei Drucke unterscheidbar sind, wenn sie in einem bestimmten Verhältnis zueinander stehen[2]). Vergleiche hierzu S. 24. So einfach der Versuch zur Feststellung von Unterschiedsschwellen zu sein scheint, so kompliziert liegen in Wirklichkeit die Verhältnisse. Sie werden in der Regel nicht an einem bestimmten Druckpunkte festgestellt, vielmehr wird auf eine bestimmte Hautfläche ein bestimmtes Gewicht aufgelegt, das dann vermehrt wird. Dabei muß streng auf folgendes geachtet werden: Einmal muß die Berührungsfläche stets die gleiche bleiben. Dann muß man sorgfältig darauf achten, daß die aufgelegten Gewichte nicht z. B. durch ein verschiedenes Wärmeleitungsvermögen oder durch ihre verschiedene Temperatur den Temperatursinn mit beeinflussen. Man hat beobachtet, daß ein kaltes Gewicht für schwerer gehalten wird als ein gleich schweres, jedoch wärmeres[3]). Von allergrößter Bedeutung für die Unterscheidung zweier Gewichte ist vor allem die Zulassung oder Ausschließung von Bewegungen. Es ist eine allgemein bekannte Tatsache, daß wir dann zwei Belastungen leichter und sicherer vergleichen können, wenn z. B. bei ihrer Anbringung auf dem Handrücken oder der Handfläche im Handgelenk oder noch besser im Ellbogengelenk Bewegungen ausgeführt werden. Für unsere Fragestellung nach jenem Reizzuwachs, der von einem Ausgangsdruck ausgehend als

---

[1]) Vgl. hierzu *M. v. Frey* und *F. Kiesow:* Z. f. Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane. **20**. 126 (1899). — *Karl Hansen:* Z. f. Biologie. **62**. 536 (1913). — [2]) *E. H. Weber:* De pulsu usw. Lipsiae 1834; Tastsinn und Gemeingefühl. 85, 91. Vieweg, Braunschweig 1851. — Vgl. auch *Fechner:* Elemente der Psychophysik. Leipzig 1860. — *G. M. Stratton: Wundts* philosoph. Studien. **12**. 359 (1896). — Vgl. ferner *Karl Hansen:* Z. f. Biol. **73**. 167 (1921/22). — *Hans Schriever:* Z. f. d. gesamte Psychol. **51**. 137 (1925). — *R. Pauli* und *A. Wenzl:* Arch. f. d. ges. Psychol. **51**. 399 (1925). — [3]) Vgl. z. B. *E. H. Weber:* Tastsinn und Gemeingefühl. Vieweg, Braunschweig 1851. — *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **66**. 411 (1916). — *A. Goldscheider* und *H. Hahn: Pflügers* Arch. **208**. 544 (1925).

solcher erkannt wird, müssen Bewegungen ausgeschlossen werden[1]). Betrachten wir den Reizzuwachs an Hand der Hautdeformation genauer, dann erkennen wir, daß die Verhältnisse insofern komplizierter liegen, als es zunächst den Anschein hat, als nicht eine bestimmte Anzahl von Druckpunkten fortlaufend einem stärkeren Druck ausgesetzt wird, vielmehr breitet sich mit dem Ansteigen des Druckes die Erregung auf immer mehr Reizaufnahmestellen aus[2]). Damit hängt ohne Zweifel die Größe der Unterschiedsschwelle mit ab. Wir müssen ferner bei derartigen Versuchen stets des Umstandes der Adaptation gedenken (vgl. S. 542). Diese Erscheinung kann die Größe der Unterschiedsschwelle beeinflussen.

Die bisher erwähnten Beobachtungen lassen uns interessante Einblicke in manche Erscheinungsweisen auf dem Gebiete des Drucksinnes und der entsprechenden Empfindung tun, jedoch lassen sie uns die Bedeutung dieses Sinnes nicht in ihrem vollem Umfange erkennen. Wesentlich erweitert wird in dieser Richtung unsere Erkenntnis, wenn wir uns der Frage der räumlichen Unterscheidung der Druckreize zuwenden[3]). Wir wollen von dem folgenden Versuche ausgehen: Es werden an einer Hautstelle zwei Druckreize ausgeübt, und zwar in quantitativ genau gleicher Weise; ferner wird streng darauf geachtet, daß beide genau zur gleichen Zeit erfolgen. Das Problem ist nun, festzustellen, wie nahe die beiden Reize, die selbstverständlich mindestens Schwellenwert haben müssen, einfallen dürfen und dabei doch noch als getrennt wahrgenommen werden. Wir wählen z. B. zur Reizung zwei Zirkelspitzen und lassen uns von der Versuchsperson, welche die Augen geschlossen hält, sagen, ob sie bei deren Aufsetzen auf eine bestimmte Hautfläche eine oder zwei Berührungen wahrnimmt. Meldet sie zwei solche, dann verringern wir den Abstand der Spitzen so lange, bis trotz einer Berührung mit zwei solchen der Eindruck entsteht, als wäre nur eine Spitze auf die Haut aufgesetzt worden. Wir haben bei Erörterung des Temperatursinnes bereits entsprechender Beobachtungen gedacht und von Raumschwellen und insbesondere bei gleichzeitiger Ausübung mehrerer Reize von Simultanschwellen[4]) gesprochen (vgl. S. 513)[5]). In der folgenden Übersicht sind einige der von *E. H. Weber* festgestellten Werte für die Simultanschwelle des Drucksinnes an verschiedenen Körperstellen mitgeteilt.

Gereizte Stelle	Abstand der Zirkelspitzen
Zungenspitze	1·1 *mm*
Volarseite des letzten Fingergliedes	2·2 „
„ „ zweiten „	4·5 „

[1]) Auch die Temperatur der Haut, ihre Spannung usw. hat Einfluß auf die Druckschwelle. Vgl. hierzu *R. Allers* u. *F. Halpern: Pflügers* Arch. **193**. 595 (1922). — Ferner sind Unterschiede bei Gewichtszunahmen leichter wahrnehmbar als bei Gewichtsabnahmen. Vgl. *J. Borak:* Psycholog. Forschung. **1**. 374 (1922). — [2]) *Hansen:* Z. f. Biol. **73**. 190 (1921). — [3]) *E. H. Weber:* De pulsu usw. Lipsiae 49. 1834; *Wagners* Handwörterbuch der Physiol. **3**. (2). 524 (1846); Tastsinn und Gemeingefühl. 59. Fr. Vieweg, Braunschweig 1851. — *Henri:* Die Raumwahrnehmungen des Tastsinnes. Berlin 1898. — *A. Brückner:* Z. f. Psychol. und Physiol. der Sinnesorg. **26**. 33 (1901). — *K. Hansen:* Z. f. Biol. **73**. 167 (1921). — [4]) *M. v. Frey:* Sitzungsber. d. physik.-med. Gesellsch. Würzburg. 97 (1899); 54 (1902). — *Brückner:* Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **26**. 33 (1901). — *M. v. Frey* und *R. Metzner:* Ebenda. **29**. 161 (1902). — [5]) Die Raumschwellen sind an symmetrisch gelegenen Hautstellen asymmetrisch. Vgl. hierzu *L. Focher:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **87**. 223 (1923).

Gereizte Stelle	Abstand der Zirkelspitzen
Dorsalseite des dritten Gliedes der Finger	6·7 *mm*
Rand der Zunge	8·0 „
Mittellinie des Zungenrückens, 2 *cm* von der Spitze	9·0 „
Plantarseite des letzten Gliedes der großen Zehe	11·2 „
Backen	11·2 „
Haut auf dem vorderen Teil des Jochbeines	15·7 „
Rückenseite des ersten Gliedes der Finger	15·7 „
Haut auf dem hinteren Teile des Jochbeines	22·5 „
Unterer Teil der Stirne	22·5 „
Rücken der Hand	31·5 „
Scheitel	33·7 „
Kniescheibe und ihre Umgebung	36·0 „
Kreuzbeingegend	40·5 „
Oberer und unterer Teil des Unterarmes	40·5 „
„ „ „ „ „ Unterschenkels	40·5 „
Brustbeingegend	45·4 „
Rückgrat in der Lenden- und oberen Brustgegend	54·1 „
Mitte des Oberarmes und des Oberschenkels	67·7 „

Ein Blick auf die mitgeteilten Werte zeigt, wie verschieden groß die Simultanschwellen in verschiedenen Gegenden der Körperoberfläche sind. Die erste Vermutung zur Erklärung der recht großen Unterschiede, nämlich die, daß ein Zusammenhang mit der Dichte der Druckpunkte vorhanden sein dürfte, trifft nicht zu. So ist z. B. am Rumpf trotz normaler Dichte derselben die Simultanschwelle auffallend groß. Vielleicht besteht ein Zusammenhang ihrer Größe mit der Beweglichkeit der verschiedenen Körperstellen. Es fällt auf, daß die Simultanschwelle um so kleiner ausfällt, je näher die in Frage kommenden Hautstellen an Gelenken liegen und je beweglicher diese sind[1]). Wir werden noch erfahren, daß wir den Drucksinn an solchen Körperstellen in Zusammenarbeit mit der Tiefensensibilität zum Tasten benützen. Dabei finden in der Regel Bewegungen statt. Es werden dabei die einzelnen Druckpunkte viel öfter und in mannigfaltigerer Weise — mannigfaltig in bezug auf die Intensität der Reize — verwendet als z. B. solche der Haut des Körperstammes.

Übrigens finden sich in der Literatur mancherlei Angaben über eine Verkleinerung von Simultanschwellen durch Übung u. dgl. mehr. Sie bedürfen dringend der Wiederholung unter sorgfältigem Ausschluß aller methodischen Fehler[2]). Ohne jeden Zweifel spielt die Aufmerksamkeit bei der Feststellung des geringsten Zirkelspitzenabstandes, bei dem eben noch beide Spitzen wahrgenommen werden, eine große Rolle. Allmählich tritt Ermüdung, Ablenkung ein. Auch dann, wenn durch andere Beschäftigungen Abgespanntheit sich geltend macht, findet man die Simultanschwellen vergrößert[3]).

---

[1]) *Vierordt:* Grundriß der Physiologie des Menschen. Tübingen 1877. — [2]) Vgl. hierzu u. a. auch *H. Griesbach: Pflügers* Arch. 74. 577 (1899). — [3]) *H. Griesbach:* Arch. f. Hygiene. 24. 124 (1895). — *E. Kräpelen:* Psychol. Arbeiten. 7. 413 (1922).

Erfolgt das Aufsetzen der Zirkelspitzen nicht gleichzeitig, sondern nacheinander, und zwar am besten im Abstand von einer Sekunde, dann fällt die Raumschwelle viel kleiner aus, als wenn sie die Haut genau gleichzeitig berühren[1]). Die in der genannten Weise bestimmte Sukzessivschwelle entspricht im allgemeinen dem Abstand zweier Druckpunkte[2]). Verlangt man, daß die Versuchsperson nicht nur angeben soll, bei welchem Abstand der Zirkelspitzen sie eben noch zwei Berührungen getrennt wahrnimmt, soll sie vielmehr auch Auskunft über die Richtung, in der beide zueinander liegen, erteilen, dann muß der Abstand der Zirkelspitzen etwa verdoppelt werden. Man hat im letzteren Falle von Richtungsschwellen gesprochen. In diesem Zusammenhange sei erwähnt, daß ganz allgemein jene Eigenschaft, die jeder von Sinnesorganen der Haut — wie übrigens auch vom Sehorgan — ausgelösten Empfindung eigen ist, und vermöge derer eine von einer bestimmten Hautstelle aus bewirkte Empfindung sich von jeder anderen, von einem anderen Orte der Haut ausgelösten unterscheidet, lokale Färbung oder auch Lokalzeichen genannt worden ist. Wir hätten somit der Qualität und der Intensität der einzelnen Empfindungen noch diese weitere Eigenschaft hinzuzufügen. Daß in der Haut selbst gelegene Sinnesapparate und nicht etwa tiefer gelegene Gebilde für die Erkennung eines Druckreizortes maßgebend sind, geht daraus hervor, daß die Sicherheit der Lokalisierung durch Veränderung der normalen Lage der Haut (z. B. Aufhebung derselben) nicht beeinflußt wird.

Beim Studium der Wirkung gleichzeitiger Reizung von zwei Hautstellen zeigen sich, wenn diese nicht weit voneinander entfernt sind, Beeinflussungen. So kommt es z. B. zur Verstärkung der Erregung[3]). Es ist von einer Summation gesprochen worden. Ferner ist beobachtet worden, daß, obwohl die Intensität der Empfindung zunahm, ihre Deutlichkeit zurückging, d. h. es ergeben sich stumpfe, diffuse, verwaschene usw. Eindrücke[4]). Endlich ist gefunden worden, daß die Entfernung zweier Reize für geringer gehalten wird, wenn sie gleichzeitig, als wenn sie nach einander ausgeübt werden[5]). Es nähern sich im ersten Falle die Reizorte scheinbar längs der sie verbindenden Geraden. Sind die beiden Reize gleich stark, dann ist die Größe der scheinbaren Verschiebung für beide gleich. Sind sie ungleich stark, dann besteht jene hauptsächlich in einer scheinbaren Annäherung der schwach gereizten Hautstelle an die stärker gereizte. *M. v. Frey* hat die Erscheinung der Abnahme der Deutlichkeit der Empfindung bei der Anbringung von zwei Reizen trotz ihrer gesteigerter Intensität und der scheinbaren Annäherung der Reizorte, d. h. mit anderen Worten das Auf-

[1]) *Lotze:* Med. Psychol. Weidmann, Leipzig 1852. — *Judd: Wundts* Philos. Studien. **12**. 409 (1896). — *M. v. Frey:* Sitzungsber. der physik.-med. Gesellschaft, Würzburg. 15. November 1899; Z. f. Biol. **56**. 574 (1911); **59**. 516 (1913). — *A. Brückner:* Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorg. **26**. 33 (1901). — *H. D. Cook* u. *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **56**. 537 (1911). — [2]) *M. v. Frey* und *Rud. Metzner:* Z. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorg. **29**. 161 (1902). — [3]) *A. Brückner:* Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorg. **26**. 33 (1901). — *Heymans:* Z. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorg. **26**. 305 (1901); **34**. 15 (1904). — *Cook* und *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **56**. 537 (1911). — *M. v. Frey:* Zeitschr. f. Biol. **56**. 574 (1911). — *Jacobson:* Psychol. Review. **18**. 24 (1911). — *M. v. Frey* und *R. Pauli:* Z. f. Biol. **59**. 497 (1913). — [4]) *M. v. Frey:* l. c. Zitat 3. — *M. v. Frey* und *R. Pauli:* l. c. Zitat 3. — [5]) *Pearce:* Arch. f. d. gesamte Psychol. **1**. 31 (1903); Psychol. review. **11**. 143 (1904). — *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **56**. 574 (1911).

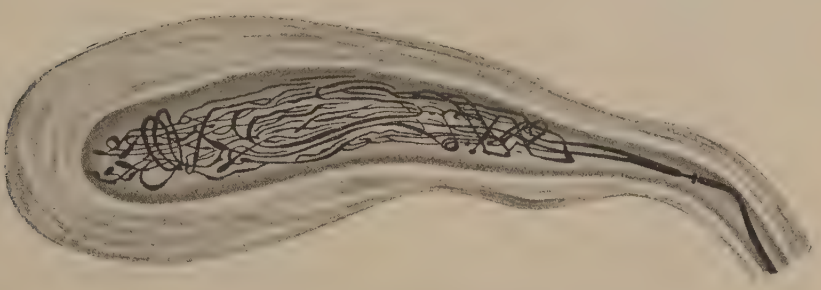
treten einer ungenauen Lokalisation, in folgende Regeln gefaßt: Je undeutlicher eine Empfindung ist, um so schwankender ist ihre Lokalisation. Von zwei ungleich deutlichen Empfindungen bestimmt die deutlichere die Lokalisation. Die undeutlichere scheint der deutlicheren nahe gerückt. Es kann dabei auch vorkommen, daß es zu einer Verschmelzung beider Empfindungen kommt, und die doppelte Reizung als eine einfache gedeutet wird. Bemerken wollen wir noch, daß die Erscheinung der scheinbaren Annäherung der Reizorte keine allgemeine ist. Sie ist in hohem Maße bei gleichem Abstand der Reizstellen von der Hautstelle abhängig. Sie läßt sich ferner durch die Aufmerksamkeit beeinflussen.

Der Umstand, daß wir imstande sind, die einzelne von einer bestimmten Stelle der Haut ausgelöste Druckempfindung zu lokalisieren, erfordert Einrichtungen, die Beziehungen zwischen jener Stelle in der Großhirnrinde, in der es zur entsprechenden Empfindung kommt, und der gereizten Stelle herstellen. Ferner deuten die Beobachtungen über das unterschiedliche Unterscheidungsvermögen von gleichzeitig und ungleichzeitig angebrachten Reizen und über die Beeinflussung der durch sie hervorgebrachten Empfindungen auf Vorgänge hin, die jenseits der Reizorte liegen. Schließlich sei noch hervorgehoben, daß wir — abgesehen von der experimentellen Reizung einzelner Druckpunkte — bei der Erregung mehrerer Reizaufnahmestellen durch einen eine größere Hautfläche treffenden Reiz eine durchaus einheitliche, flächenhafte Empfindung und nicht die eines Mosaiks einzelner, durch unerregte Stellen getrennter erregter Orte haben. Dementsprechend lokalisieren wir bei einer nicht sehr kleinflächigen Berührung nicht auf bestimmte Druckpunkte, vielmehr auf eine bestimmte Fläche, die übrigens durch Irradiationen gegenüber dem Umfang der durch wirklich erregte Reizaufnahmestellen begrenzten erweitert sein kann. Auch hierin haben wir zentrale Vorgänge zu erblicken. In uns wird bei Betrachtung dieser Verhältnisse unwillkürlich die Erinnerung an das Verhalten des Lichtsinnes geweckt. Auch das Sehorgan vermittelt uns trotz Erregung abgegrenzter Sinnesepithelzellen kein Mosaikbild der Außenwelt. Ferner erinnern wir uns der hervorragenden Fähigkeit des Lichtsinnapparates zu lokalisieren. Jede einzelne Netzhautstelle hat ihre besondere Bedeutung in Hinsicht auf die übrigen Anteile der gleichen Netzhaut und diejenigen des anderen Auges. Zur Auswirkung kommen die gesamten Beziehungen aller Netzhautstellen zueinander zentral. Wir sehen nicht mit der Netzhaut, vielmehr mit dem Sehzentrum! Ebenso wenig empfinden wir peripher Berührung und Druck, vielmehr ist auch beim Drucksinn das zugehörige Berührungs- und Druckzentrum maßgebend für die Qualität, die Intensität und Lokalisation der einzelnen Empfindung. Es gilt nun noch die weite Strecke von den S. 539 erwähnten Reizaufnahmestellen des Berührungs- und Drucksinnes bis zum entsprechenden Großhirnrindenzentrum zu überbrücken, d. h. der Leitungsbahn der von jenen ausgehenden Erregungen bis zum Empfindungszentrum zu folgen. Wir müssen versuchen uns ein Bild von jenen Einrichtungen zu machen, die uns eine Lokalisation des Einzelreizes ermöglichen.

Bevor wir uns mit diesen wichtigen Problemen befassen, wollen wir uns noch der Frage zuwenden, was wir uns unter Berührungs- und Druckempfindungen vorzustellen haben. Handelt es sich dabei nur um quantitativ verschiedene Empfindungen im Anschluß an quantitativ ver-

schiedene Reize, oder aber sind qualitative Unterschiede vorhanden? Die Meinungen hierüber sind geteilt. Einerseits wird angenommen, daß Druck- und Berührungsempfindung qualitativ ganz identisch seien[1]). Der Eindruck einer Verschiedenheit in der genannten Richtung sei nur durch diejenige des zeitlichen Ablaufes und der räumlichen Ausdehnung der Empfindung bedingt. Es sind schwache Reize, die zur Berührungsempfindung führen (unter besonderen Bedingungen zu derjenigen des Kitzels). Druckempfindungen werden vorwiegend durch großflächige Deformationen der Haut bedingt. Es könnte ganz gut sein, daß die anscheinend verschiedenartigen Empfindungen — wir können noch die bereits S. 539 erwähnte Empfindung des Schwirrens, der Vibration, hinzunehmen — trotz gleicher peripherer Vorgänge dadurch zustande kommen, daß ein an und für sich einheitlicher Erregungsprozeß durch das Eingreifen weiterer Erregungen modifiziert wird. Wir haben es in der Regel nicht mit einfachen Empfindungs-

Abb. 269.



Das Gitter der Nervenfasern ist nicht gezeichnet.

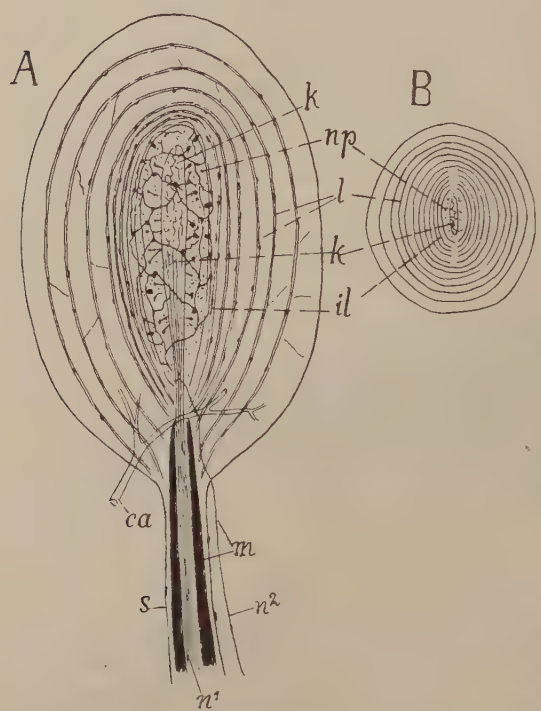
qualitäten zu tun[2]), vielmehr unter gewöhnlichen Verhältnissen wohl immer mit einer Vermengung von solchen, sei es, daß schon auf dem Wege der Zuleitung von Erregungen von der Peripherie her Beeinflussungen des Haupterregungsvorganges erfolgen, sei es, daß zentral durch Auslösung verschiedener Empfindungsqualitäten und durch mannigfache Assoziationen der Qualität der Empfindung eine bestimmte „Nuance" erteilt wird. Schon der Umstand, daß quantitativ verschiedene Reize als auslösendes Moment in Frage kommen — bei einer Deformation der Haut wird es immer Orte des höchsten und des niedersten Druckes mit einer ganzen Stufenleiter von Zwischendrucken geben —, bedingt, daß Erregungen verschiedenen Grades zentripetal entsandt werden. Es können sich dabei die mannigfachsten Vorgänge, wie Summation, Aufhebung, Interferenz usw., herausbilden und bewirken, daß jene Erregung, die zentral den Empfindungsvorgang auslöst, besonderer Art ist.

Nach einer anderen Annahme erfolgt die Auslösung der Berührungs- und Druckempfindungen von verschiedenen Stellen aus. Diejenige der ersteren soll durch Erregung der *Meissner*schen Tastkörperchen und der

[1]) Vgl. hierzu *Th. Ziehen:* Leitfaden der Psychologie. 96. 12. Auflage. G. Fischer, Jena 1924. — *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **79**. 303 (1923); Psychol. Forschungen. **3**. 209 (1923); Verhandl. d. physikal.-med. Gesellsch., Würzburg. **49**. 209 (1924). — [2]) Vgl. *H. Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **41**. 227 (1921); **42**. 1 (1922).

Nervengeflechte, die den Haarschaft umspinnen, bedingt sein. Die Druckempfindungen dagegen sollen durch Reizempfangsstellen tiefer gelegener Gewebe vermittelt werden[1]). Nun wissen wir, daß Reizaufnahmeapparate bestimmter Art sich in den Faszien, den Sehnen und Muskeln vorfinden. Es handelt sich teils um feine Nervenanfänge, teils um besondere Bildungen. Sie sind zum Teil besonders benannt worden: *Golgi-Mazzoni*sche (vgl. Abb. 269)[2]) und *Vater-Pacini*sche Körperchen[3]) (vgl. Abb. 270)[4]), Sehnen- und Muskelspindeln[5]). Sie finden sich besonders zahlreich in der Nähe der Aponeurosen[6]). Den Augenmuskeln und der Muskulatur der Zunge fehlen sie. Es finden sich bei den ersteren eigenartige epilemmale Endigungen. Sie sind den Muskelfasern an der Stelle, an der sie in die Sehne übergehen, in Gestalt einer Kappe übergestülpt[7]). Auffallend ist, daß die Muskelspindeln nach Durchtrennung der hinteren und vorderen Wurzeln nicht degenerieren[8]).

Abb. 270.



A = Längsschnitt. B = Querschnitt.

k = Endkolben der Hauptnervenfaser. n^1, np = deren Neuroplasma. n^2 = Nervenfaser, die das Neuroplasma korbartig umfaßt, m = Myelin. l = bindegewebige Lamellen, deren Zahl in der Abbildung zu gering angegeben ist. s = *Schwann*sche Scheide. ca = Blutkapillaren.

Es steht nun fest, daß alle genannten Sinnesorgane, die einen zum Teil außerordentlich komplizierten Bau aufweisen, der sicherlich in engster Beziehung zu ihren Funktionen steht, auf Druck und Spannung bzw. Zug ansprechen. Vor allen Dingen sind es Kontraktions- und Spannungsänderungen der Muskeln und Sehnen, die zu einer Erregung führen. Das gleiche ist der Fall, wenn die Gelenkkapsel mit ihren Bändern in ihrer Spannung Änderungen erfährt. Es ist somit die Möglichkeit, daß bei Fortpflanzung

---

[1]) *Ad. Strümpell:* Deutsche med. Wochenschr. **30**. 1411, 1460 (1908). — [2]) Entnommen: *L. Plate:* Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Teil. Die Sinnesorgane der Tiere. G. Fischer, Jena 1924. — [3]) Ihre Verbreitung vgl. *J. Hartenstein:* In.-Diss. Dorpat 1889. — [4]) Entnommen: *Luigi Luciani:* Physiologie des Menschen. 11. Lieferung. G. Fischer, Jena 1908. — [5]) *Kölliker:* Zschr. f. wissensch. Zool. **12**. 149 (1862). — *J. Baum:* Anat. Hefte. **13**. 251 (1900). Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. Vgl. auch *Sherrington:* J. of physiol. **17**. 211 (1894). — Vgl. auch *Robert H. Bowen:* Biolog. Bulletin. **50**. 108 (1926). — [6]) Vgl. hierzu *C. S. Sherrington:* J. of physiol. **17**. 247 (1894). — [7]) Vgl. *A. S. Dogiel:* Arch. f. mikrosk. Anat. **68**. 500 (1906). — [8]) *C. S. Sherrington:* J. of physiol. **17**. 207 (1894).

eines Druckgefälles nach der Tiefe zu zahlreiche Sinnesorgane der erwähnten Gewebe ansprechen, an und für sich gegeben. Wird eine Hautfläche ihrer Oberflächensensibilität durch Vertaubung beraubt, so werden mechanische Reize erst wirksam, wenn sie auf das Mehrhundert- bis Tausendfache des Schwellenwertes gesteigert werden. Dieser Befund kann im Sinne der Annahme gedeutet werden, daß es in tieferen Geweben vorhandene Sinnesorgane sind, die vom Reiz getroffen, Druckempfindungen auslösen[1]).

Wir wissen jetzt, daß die gesamten Reizaufnahmeapparate, die einerseits in die Haut eingelagert sind, und die Berührungs- und eventuell auch Druckempfindungen vermitteln, und andererseits in den erwähnten Geweben (Faszien, Sehnen und Muskeln) zahlreich vertreten sind, vielfach zusammenwirken. Es ist dies insbesondere dann der Fall, wenn Bewegungen ausgeführt werden. Wir haben schon S. 537 ausgeführt, daß die Leistungen des Drucksinnes mit der Feststellung der von den Druckpunkten aus auslösbaren Empfindungen bei weitem nicht erschöpft sind. Wir benützen ihn beim Betasten von Gegenständen und gewinnen an Hand der empfangenen Eindrücke Vorstellungen über Eigenschaften von Dingen der Außenwelt. Der Drucksinn vermittelt uns in vieler Hinsicht Kenntnisse, die wir auch mit dem Lichtsinn gewinnen, nur daß der letztere — bildlich gesprochen — mit den Gesichtslinien als Hebel mehr oder weniger weit von den Sinneszellen abliegende Gegenstände betasten kann, während der „Tastsinn" nur dann zur Geltung kommt, wenn seine Perzeptionstellen in unmittelbare Berührung mit jenen kommen. Er vermittelt uns Tastempfindungen und -wahrnehmungen. Sehr wahrscheinlich spielen dabei immer jene Sinnesorgane eine Rolle, die tiefer als die Haut liegen und die bei der Vermittlung von Lage- und aktiven und passiven Bewegungsempfindungen bzw. -wahrnehmungen eine Rolle spielen. Wir wollen hier gleich einfügen, daß in der Abschätzung der Anteilnahme der Oberflächen- und der Tiefensensibilität bei der Vermittlung der letzteren Empfindungen Meinungsverschiedenheiten vorhanden sind. Zunächst dachte man, daß von den Gelenkflächen aus Bewegungsempfindungen und Wahrnehmungen über die Lage und Stellung der Glieder und des Körpers vermittelt werden könnten[2]). Es konnte jedoch gezeigt werden, daß jene bei keiner Art von mechanischem Druck zur Auslösung einer Empfindung führen[3]). Besonders überzeugend sind in dieser Richtung Versuche der folgenden Art. Werden zwei durch ein Gelenk mit einander verbundene Körperteile, z. B. Ober- und Unterarm, ohne daß eine Muskeltätigkeit entfaltet wird, gegen einander bewegt — passive oder geführte Bewegung —, dann wird der Bewegungsvorgang von der betreffenden Person, an der er ausgeführt wird, nicht nur ganz allgemein wahrgenommen, sondern auch in seiner Größe innerhalb gewisser Fehlergrenzen

[1]) *A. Goldscheider* u. *P. Hoefer: Pflüger*s Arch. **199**. 292 (1923). — *Th. Hausmann: Pflüger*s Arch. **194**. 628 (1922). — Vgl. eine gegenteilige Auffassung bei *M. v. Frey, H. Rein* u. *H. Strughold:* Z. f. Biol. **82**. 359 (1925). — Vgl. ferner die Beobachtungen von *Head* nach peripherer Durchschneidung von Hautnerven. *Head, Rivers* u. *Sherren:* Brain. **58**. (1905). — *Head* u. *Rivers:* Brain. **32**. 323 (1908). — *J. S. B. Stopford:* Brain. **45**. 385 (1922); J. of anat. **57**. 199 (1923). — [2]) *A. Goldscheider:* Gesammelte Abhandl. **2**. 28, 195. Physiologie des Muskelsinnes. Joh. Ambr. Barth, Leipzig 1898. — [3]) *Öhrwall:* Skand. Arch f. Physiol. **32**. 217 (1914). — Vgl. auch *K. G. Lennander:* Gesammelte Werke. **1**. 138. Upsala 1912.

gut abgeschätzt[1]). Vor allem wird die Richtung, in der die Bewegung ausgeführt wird, gut erkannt. Bei derartigen Versuchen, die am Grundgelenk des Daumens und ferner am Ellbogengelenk ausgeführt worden sind, wurde gefunden, daß, wenn die in Frage kommenden Körperteile in den genannten Gelenken mit sehr geringen Winkelbeschleunigungen und Winkelgeschwindigkeiten in Bewegung versetzt werden, in der Regel ein Bewegungsumfang von $^1/_2$ bis 1 Grad ausreicht, um nicht nur die Bewegung als solche, vielmehr auch ihre Richtung erkennen zu lassen[2]). *v. Frey*[3]) nennt diese Größe Führungschwelle. Diese Bezeichnung soll den kleinsten Bewegungsumfang zum Ausdruck bringen, bei dem eben noch der Bewegungsvorgang zur Wahrnehmung gelangt, und zwar bei einer geführten Bewegung eines mit einem zweiten mittels eines Gelenkes verbundenen Körperteils. Die erwähnte Bewegungsart steht im Gegensatz zur aktiven, mittels Muskeltätigkeit hervorgerufenen Bewegung. Der Ausdruck passive Bewegung ist deshalb verlassen worden, weil auch dann, wenn jeder Willensimpuls zu einer Muskeltätigkeit unterbleibt, dennoch Beeinflussungen von Muskeln stattfinden. Wir haben solcher bereits wiederholt gedacht und werden auf sie noch zurückkommen. Der genannte Schwellenwert ist von der Art des bewegten Gelenkes, von der Winkelgeschwindigkeit, von der Ausgangslage und endlich von der Richtung der Bewegung abhängig. Von dieser Grundlage aus ließ sich nun prüfen, was es für Folgen hat, wenn man die über dem Gelenk befindliche Haut in einem gewissen Umfange ihrer Sinnesfunktionen beraubt (durch Einspritzung von Novokain)[4]). Es zeigte sich eine sehr starke Beeinträchtigung der Erkennung von geführten Bewegungen. Die Führungschwelle war bedeutend erhöht. Noch eindringlicher legen Beobachtungen an Individuen, denen Gelenkflächen reseziert worden sind, dar, welch große Bedeutung dem Drucksinn der Haut für die Erkennung von Lage und Bewegung der Glieder zukommt[5]). Sie erfolgt nämlich bei geführten Bewegungen in Gelenken der genannten Art mit großer Genauigkeit. Es sind übrigens bei Ausschaltung des Drucksinnes auch die willkürlichen Bewegungen in den in Betracht kommenden Gelenken ganz erheblich gestört und unsicher[6]). Schließlich konnte auch an einem Fall von Pseudarthrose gezeigt werden, daß durch entsprechende Verschiebung der Haut der Eindruck einer Scheinbewegung entsteht[7]).

Man darf die eben erwähnten Beobachtungen nicht ohne weiteres verallgemeinern. Es ist durchaus möglich, daß sich die Oberflächen- und Tiefensensibilität an verschiedenen Körperteilen, soweit mechanische Reize in Betracht kommen, verschieden verhalten. So ist beobachtet worden, daß nach Ausschaltung des Einflusses der Sinnesorgane der Haut des Gesäßes durch starke Abkühlung oder durch Einspritzung von Novokain die Möglichkeit der Bestimmung der Lage des Körpers nicht litt[5]). Die

---

[1]) Vgl. hierzu *A. Goldscheider:* Gesammelte Abhandl. l. c. **2**. 2, 22, 25, 27. 99, 290. — *M. v. Frey* u. *O. B. Meyer:* Z. f. Biol. **68**. 301 (1918). — [2]) *M. v. Frey* u. *O. B. Meyer:* Z. f. Biologie. **68**. 301 (1918). — [3]) *M. v. Frey* u. *O. B. Meyer:* l. c. — [4]) *M. v. Frey* u. *O. B. Meyer:* Z. f. Biologie. **68**. 301 (1918). — *M. v. Frey:* Ebenda. **68**. 339 (1918). — [5]) *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **68**. 339 (1918); **69**. 322 (1919). — Vgl. auch *Ad. Strümpell:* Deutsche med. Wochenschrift. Nr. 40 (1904). — [6]) Vgl. *Ad. Strümpell:* Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **23**. 1 (1902). — [7]) *H. Stein:* Zeitschr. f. Biol. **84**. 33. (1926) — [8]) *E. Backhaus:* Z. f. Biol. **70**. 65 (1919). — *S. Garten:* Abhandl. d. math.-physikal. Kl. d. sächs. Akad. d. Wissensch. **36**. 433 (1920).

Versuchsperson befand sich auf einem Stuhl, der sich nach verschiedener Richtung einstellen ließ. Es wurde nun, ohne daß sie in greifbare Beziehungen zur feststehenden Umwelt treten konnte, dem Stuhle und damit ihr selbst eine bestimmte Neigung erteilt. Die Versuchsperson mußte dann die Ausgangslage wieder einnehmen. Wir werden noch erfahren, daß für Lageempfindungen die Bogengänge mit ihrem Statolithenapparat eine bedeutsame Rolle spielen. Es konnte jedoch gezeigt werden, daß die Orientierung von diesem Sinnesorgane aus bei den erwähnten Versuchen nicht in Frage kam.

Die erwähnten Versuche, bei denen es sich um „geführte" Bewegungen handelt, stellen eigentliche Laboratoriumsversuche dar, d. h. jene Bewegungsart kommt unter normalen Verhältnissen nicht vor. Wir nehmen in der Regel Bewegungen innerhalb von Gelenken mittels Muskeltätigkeit vor. Wir haben bereits S. 271 erfahren, daß der Kontraktion eines Muskels bzw. einer Muskelgruppe stets eine Beeinflussung des Antagonisten entspricht. Es erfolgt eine Tonushemmung unter Entspannung. Diese Erscheinung wird, wie folgt, erklärt. Kontrahiert sich ein Muskel, dann kommt es zur Erregung von Sinneszellen (z. B. der Muskelspindeln). Sie wird zentralwärts geleitet und bereits im Rückenmark auf die entsprechende motorische Bahn übergeleitet, die mit dem Antagonisten in Beziehung steht. Es handelt sich um einen Reflex, der durch einen im Inneren des Muskels selbst entstehenden Reiz ausgelöst wird. Man hat ganz allgemein derartige Reize propriozeptive genannt. Wir sind solchen wiederholt begegnet. Es sei z. B. an den Einfluß des N. depressor auf die Herztätigkeit[1]), ferner an die Selbststeuerung der Atmung[2]) erinnert.

Wir erkennen aus der Tatsache, daß der genannte Reflex zur Auslösung kommt, daß auch hier motorische und sensible Funktionen auf das innigste verknüpft sind. Betrachten wir nunmehr das, was bei einer Bewegung in einem Gelenk geschieht etwas genauer. Nehmen wir z. B. an, es sei der Unterarm gegen den Oberarm gehoben worden. Wir bemerken zunächst von außen betrachtet, daß die Haut an der Streckseite des Gelenkes je nach dem Grade der ausgeführten Bewegung mehr oder weniger stark gespannt ist. Auf der Beugeseite ist sie entspannt. An den beiden Seiten des Gelenkes befindet sie sich in einem verschiedenen Grade der Spannung und Entspannung. Ohne Zweifel vollziehen sich alle diese Beeinflussungen der Haut nicht, ohne daß es zur Auslösung zahlreicher, quantitativ fein abgestufter Erregungen kommt, die zentralwärts geleitet werden. Die unter der Haut gelegenen Gewebe sind durch die stattgehabte Bewegung auch ausgiebig in Mitleidenschaft gezogen. Von der Muskulatur haben wir schon gesprochen. Es ist jedoch nicht nur diese selbst gespannt oder entspannt, vielmehr stehen die Muskelzellen mit dem von ihnen umschlossenen Anteil des Muskels unter bestimmten Druckverhältnissen. Ferner wird die Spannung der Sehne beeinflußt. Auch das Unterhautzellgewebe wird selbstverständlich in einzelnen seiner Anteile Verschiebungen erleiden. Überall sind Druck- und Spannungsgefälle vorhanden, d. h. es sind Gleichgewichte gestört. Schließlich verdient auch noch die Gelenkkapsel mit ihren Bändern Beachtung. Alle diese Gewebe befinden sich gegenüber dem Ruhezustand unter veränderten Verhältnissen. Von überall

[1]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 8. — [2]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 17.

her, wo sich Reizaufnahmestellen finden, die durch mechanische Reize in Erregung versetzt werden, strömen den zugehörigen zentralen Stellen Erregungen zu. Es kommt zum Teil zur Auslösung von Reflexen, d. h. die motorischen Leistungen werden unter Kontrolle gestellt, zum Teil kommt es zu Empfindungen. Sie treten jedoch ganz offenbar nicht in Form einzelner für sich bestehender Qualitäten hervor, vielmehr erfolgen Verknüpfungen, und zwar einerseits der von allen jenen Sinnesstellen ausgelösten, qualitativ vielleicht gleichartigen, jedoch quantitativ ganz verschiedenen Empfindungen und andererseits mit bereits vorhandenen Erinnerungskomplexen und mit Erfahrungen. Das Ergebnis ist ein Empfindungskomplex bzw. darüber hinaus ein Vorstellungskomplex. Bei seiner Auslösung spielen unzweifelhaft viele Momente mit[1]).

Betrachten wir einen einfachen Versuch. Wir schließen die Augen und geben den Fingern der einen Hand bestimmte Stellungen. Nun bringen wir diejenigen der anderen Hand in die gleiche Lage. Es geht dies sehr rasch und mit großer Sicherheit. Handelt es sich bei der Einstellung der Finger der zweiten Hand um das Ergebnis bestimmter Empfindungen? Sind sie maßgebend für die geeignete Innervation jener Muskeln, welche die Finger in entsprechender Weise in ihren Gelenken bewegen? Darüber kann kein Zweifel bestehen, daß, wie oben geschildert, ungezählte Erregungen von jedem Finger aus zentripetal laufen. Jenes Zentrum, das mit den Drucksinneszellen in Beziehung steht, empfängt Nachrichten. Die Muskelspindeln, die *Golgi-Mazzoni*schen und *Vater-Pazini*schen Körperchen usw. werden in Erregung versetzt. Es sind dies alles propriozeptive Reize, die im Anschluß an den Bewegungsvorgang zustande kommen. Es entsteht, wenn wir die ganzen Vorgänge genau verfolgen, eine bestimmte Vorstellung von der Lage der Finger, und zwar, das sei hier gleich angefügt, auch dann, wenn sie passiv, d. h. von einer anderen Person in eine bestimmte Stellung gebracht werden. Hierbei ist jedoch ohne Zweifel nicht allein der ganze, durch die so mannigfaltigen Erregungen ausgelöste Empfindungskomplex maßgebend, vielmehr kommt noch etwas hinzu. Es ist dies die Erinnerung. Der ganze Bewegungsvorgang ruft sie wach. Es handelt sich jedoch ohne jeden Zweifel in der Norm nicht nur um solche, die auf dem Wege jener Bahnen erworben worden sind, die Erregungen von den beteiligten Geweben zentralwärts leiten, vielmehr kommt ganz wesentlich der Lichtsinn in Frage. Wir stellen uns die Lage der Finger im Raume vor. Wir „sehen" sie trotz geschlossener Augen in gewissem Sinne vor uns. Je länger wir übrigens die Finger in einer bestimmten Stellung belassen, um so schwerer wird die Erkennung ihrer Lage. Es genügt dann die feinste Bewegung, um sie wieder lebhaft in Erscheinung treten zu lassen. Mit der Bemerkung, daß Erinnerungsbilder, die durch das Lichtsinnesorgan vermittelt sind, bei der Vorstellung der Lage von Körperteilen mitwirken, haben wir einer Beobachtung von der allergrößten Tragweite gedacht. Wir wissen, daß Bewußtseinsinhalt, der durch die Pforte des Lichtsinnesorganes eingezogen ist und solcher, der vom Drucksinn und allen jenen Stellen aus, denen wir in Ermangelung eines geeigneten Ausdruckes in ihrer Gesamtheit die Bezeichnung Druckgefühlsinnsstellen geben wollen, vermittelt ist, in engster Beziehung zueinander stehen. Es gilt dies vor allem im höchsten

[1]) Vgl. hierzu *H. Öhrwall:* Skand. Arch. f. Physiol. **32**. 217 (1914).

Maße von den mittels des ersteren erworbenen Raumvorstellungen und denjenigen, die durch Tasten unser eigen geworden sind. Seh- und Tastraum bilden eine Einheit. Die entsprechenden Raumvorstellungen beeinflussen sich gegenseitig.

Man hat sich bemüht, System in die eben geschilderten Verhältnisse zu bringen. Einmal hat man von den Empfindungen ausgehend eine Einteilung versucht. Man spricht von Lage- und Bewegungsempfindungen (kinästhetischen Empfindungen), ferner von Widerstands- und Schwereempfindungen. Ferner hat man nach den bei der Auslösung der Reize in Frage kommenden Geweben bzw. nach den Trägern der betreffenden Sinnesorgane von einem Muskel-, Sehnen- usw. -Sinn gesprochen. Schließlich wird auch die Bezeichnung Kraftsinn gebraucht und entsprechend von Kraftempfindung[1]) gesprochen. Die letztere Benennung bezieht sich auf Empfindungen, die von Muskelspannungen ausgelöst werden[2]). Es vermag jedoch keine dieser Abgrenzungen von besonderen Sinnen zu befriedigen. Es werden Grenzen gezogen, wo wahrscheinlich gar keine vorhanden sind. Obwohl man Bezeichnungen verwenden kann, die nicht zutreffend sind, wenn man sich dieses Umstandes nur bewußt bleibt, so ist andererseits die Gefahr groß, daß durch sie unrichtige Vorstellungen geweckt werden. Weder die durch propriozeptive Reize hervorgerufenen Erregungen des Drucksinnes, noch die von den veränderten Muskel-, Sehnen- usw. -Spannungen hervorgerufenen Erregungen führen zu einfachen Empfindungen. Wir befinden uns hier vor den gleichen Schwierigkeiten, wie beim Versuche Schmerzempfindungen abzugrenzen, obwohl die durch die entsprechenden Reize hervorgebrachten zentralen Vorgänge alle Kennzeichen von Gefühlen haben.

Wir wollen uns aus den genannten Gründen, nicht mit den einzelnen der oben genannten Sinne und Empfindungen abgeben, sondern uns einigen besonderen Beobachtungen zuwenden. Führen wir Bewegungen in einem Gelenk aus, dann können wir zunächst unterscheiden, ob sie frei oder unter Überwindung eines Widerstandes stattfinden. Im letzteren Falle können wir seine Größe annähernd beurteilen und z. B. aussagen, ob bei zwei gleichartigen, nach einander ausgeführten Bewegungen der Widerstand gleich oder verschieden war. Die einfachste Art, Versuche über Widerstandsbeurteilungen anzustellen, ist die Ausführung von Bewegungen unter Hebung von Gewichten. In Wirklichkeit ist ihre Durchführung nicht ganz so einfach, wie es zu sein scheint, müssen doch alle andersartigen Einflüsse, wie z. B. diejenigen auf den Drucksinn, ausgeschlossen werden. Bringt man ein Gewicht auf den nicht bewegten Arm, dann wird es von verschiedenen Stellen aus als gleich schwer beurteilt. Dagegen ergeben sich sofort Unterschiede, wenn wir ein und dasselbe Gewicht auf den Oberarm setzen und die Versuchsperson auffordern, den ganzen Arm langsam bis zur wagrechten Lage zu heben und dann den Versuch in der gleichen Weise wiederholen, jedoch das Gewicht auf den Unterarm stellen. Im letzteren Fall erscheint dieses der Versuchsperson schwerer als beim ersten Versuch. Es kommt dies daher, daß das Gewicht mit einem großen Hebelarm auf die Schulter wirkt. Es hat das Drehmoment der Schwere zugenommen.

[1]) Vgl. *E. H. Weber:* Tastsinn und Gemeingefühl. Fr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1851. — *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **63**. 129 (1914); **65**. 203 (1915); **67**. 484 (1917). — [2]) Vgl. hierzu u. a. *R. Allers* und *J. Borak:* Wiener med. Wschr. Nr. 26 (1920).

Erstrebt man gleiche Empfindungen vom Ober- und Unterarm aus, dann muß das dem letzteren aufgesetzte Gewicht im umgekehrten Verhältnis der Hebelarme verkleinert werden[1]).

Mit Hilfe derartiger Versuche können wir ausfindig machen, wie groß das Unterscheidungsvermögen von Gewichten ist. Es hat sich herausgestellt, daß es außerordentlich fein ist. Dieser Umstand tritt ganz besonders dann zu Tage, wenn man die mit dem Gewicht zugleich gehobenen Körperteile berücksichtigt. Es ist eine Unterscheidung eben noch möglich, wenn die zu hebenden Gewichte um den 100. Teil ihres Betrages verschieden sind[2]). Werden an Stelle der langsamen Bewegungen kurzdauernde, oft wiederholte Bewegungen ausgeführt, dann steigt das Unterscheidungsvermögen noch ganz wesentlich. So konnten bei Schleuderung mit der Hand zwei Gewichte von 800 und 804 *g* noch unterschieden werden[3]).

Das Unterscheidungsvermögen von Gewichten kann dadurch noch eine weitere Steigerung erfahren, daß nicht mit einem Arm, sondern mit beiden gehoben wird. Es greifen bei derartigen Versuchen beide Hände mittels Handgriffe an einer Stange an, an der das Gewicht angebracht ist. Die Steigerung des Unterscheidungsvermögens beim zweiarmigen Heben von Gewichten wird auf die Vermehrung der gleichzeitig in Erregung versetzten Sinneszellen zurückgeführt[4]). Für diese Auffassung spricht der Umstand, daß auch bei anderen Sinnesempfindungen die Unterschiedschwelle sich durch vermehrte Einbeziehung von erregten Anteilen des gesamten Sinnesapparates steigern läßt. Es sei in dieser Hinsicht an das S. 506 erwähnte bessere Unterscheidungsvermögen von Temperaturen beim Eintauchen einer größeren Hautfläche gegenüber einer kleineren und an denselben Befund beim Sehen mit einem und zwei Augen erinnert. Es liegen in allen diesen Fällen Summierungen von Empfindungen vor[5]).

Wir haben bereits wiederholt darauf hingewiesen, daß alle in dieser Vorlesung erwähnten Sinnesorgane und insbesondere diejenigen der Hand und hier wieder in besonders hohem Maße diejenigen der Finger und Fingerbeeren eine Funktion von tiefgehendster Bedeutung für unseren ganzen Bewußtseinsinhalt erfüllen. Es ist dies die Tastfunktion. Wir brauchen uns nur einen Augenblick der Vorstellung hinzugeben, daß ausschließlich der Lichtsinn uns über das Aussehen von Gegenständen unterrichten würde, um die Bedeutung der durch Tasten vermittelten Vorstellungen klar zu erkennen. Wir würden Flächen, körperliche Gebilde, Farben und ferner Eigenschaften, wie glatt, uneben usw. erkennen, jedoch von einer sehr großen Anzahl weiterer Besonderheiten der Oberflächenbeschaffenheit und ferner von Eigenschaften, wie weich, hart, elastisch, flüssig, klebrig, fest[6]) usw. nichts erfahren. Unser ganzer Vorstellungskreis, der in Beziehung zu Raumgebilden steht, würde ein außerordentlich viel kleinerer sein. Wir sammeln durch Betasten von Gegenständen aller Art Erfahrungen. Wir können durch ganz einfache Versuche kennen lernen, was durch Tasten trotz wenig mannigfaltiger

[1]) *M. v. Frey:* Sitzungsber. d. physik.-med. Gesellsch. 3 (1914). — [2]) *Truschel:* Arch. f. d. gesamte Psychol. **28**. 183 (1913). — [3]) *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **65**. 203 (1914). — [4]) *Franz Lippay:* Z. f. Biol. **83**. 161 (1925). — [5]) *Franz Lippay:* Z. f. Biol. **83**. 463 (1925). Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. Vgl. auch Z. f. Biol. **83**. 487 (1925). — Vgl. ferner über die Bedeutung der Ausgangstellung für die Gewichtsbeurteilung: *Heinrich Schüller: Pflüger*s Arch. **207**. 187 (1925). — [6]) Vgl. hierzu u. a. *M. Meenes* und *M. J. Zigler:* Americ. j. of psychol. **34**. 542 (1923). — *M. J. Zigler:* Ebenda. **34**. 550 (1923). — *A. H. Sullivan:* Ebenda. **34**. 531 (1923).

Empfindungen erkannt werden kann. Wir können z. B., indem wir die Hand oder auch nur die Fingerspitzen über Papier von verschiedener Beschaffenheit gleiten lassen, Unterschiede feststellen und ohne Benützung des Lichtsinnes gleiche Papiersorten herausfinden usw. Wir können die Dicke des Papieres feststellen, Körper mit verwickelten Oberflächenverhältnissen erkennen usw. Es läßt sich leicht zeigen, wie ganz außerordentlich überlegen das „aktive" Tasten dem „passiven" ist. Wir brauchen nur Flächen eines Körpers mit der Haut unbewegter Fingerspitzen in Berührung zu bringen und dann zu versuchen, uns ein Urteil über seine Gestalt zu machen und diese hierauf mit den Fingern zu umfahren, um den erwähnten großen Unterschied in der Erkennung der Gestaltsverhältnisse von Gegenständen klar vor Augen zu haben[1]).

Betrachten wir den Vorgang des Tastens genauer, dann erkennen wir, daß die Haut fortwährend in verschiedener Weise deformiert wird. Dabei macht sich die der Sukzessivschwelle eigene feinere Ortsunterscheidung geltend. Zugleich werden die einzelnen Empfindungen lebhaft erhalten, und zwar durch das Eingreifen aller jener Empfindungen, die von jenen Sinnesorganen ausgelöst werden, die den Muskeln, Sehnen und Faszien eigen sind.

Man hat von einer mikro- und makromorphen Beschaffenheit der Oberflächen von Objekten gesprochen[2]). Unter der letzteren versteht man ihre geometrische Form, unter der ersteren die Oberflächenstrukturen. Deren Analyse mittels des Vorganges des Tastens kann durch Übung außerordentlich verfeinert werden. Abgesehen von Laboratoriumsversuchen erkennen wir das an der Sicherheit, mit der von Sachverständigen z. B. Gewebe durch Betasten auf ihren Gehalt an Wolle, Baumwolle usw. geprüft werden. Ferner liegen Berichte über ganz erstaunliche Tastleistungen von Blinden vor. So wird von der im 14.—15. Lebensjahre völlig erblindeten und ertaubten Amerikanerin Willetta Huggins mitgeteilt, daß sie durch bloßes Befühlen Zahlen auf Geldscheinen, ferner den groß gedruckten Kopf von Zeitungen usw. erkennen kann[3]). Das Tasten hat für den Arzt eine ganz besondere Bedeutung. Er benützt es, um mancherlei Unterschiede gegenüber normalen Verhältnissen teils direkt mit der tastenden Hand, teils mittels Instrumente (Kürette usw.) zu erkennen[4]). Auch hier steigert die Übung die Feinheit der Tastleistungen. Es findet in gewissem Sinne ein Verwachsen mit jenem Instrumente statt, mit Hilfe dessen die „Ferntastung" ausgeübt wird. Der Kraftwagenlenker „befühlt" mit den Reifen des Wagens die Eigenschaften der Fahrbahn. Der mit einer Prothese versehene Amputierte erlernt allmählich das Ferntasten mit ihr und gewinnt schließlich eine große Sicherheit. Sehr wichtig ist ferner, daß mit Stellen des Körpers, die kaum je zum Erkennen von besonderen Eigenschaften von Oberflächen verwendet werden, wie mit den Zehen, der Zunge, den Zähnen usw., ganz gute Ergebnisse zu erzielen sind[5]).

---

[1]) *E. H. Weber:* l. c. S. 555, Zitat 1. — *H. v. Helmholtz:* Die Tatsachen in der Wahrnehmung. 19. Berlin 1879. — [2]) Vgl. *K. Bühler:* Handbuch der Psychologie. 1. Teil: Die Struktur der Wahrnehmungen. 1. Heft. 64. Gustav Fischer, Jena 1922. — *David Katz:* Der Aufbau der Tastwelt. Z. f. Psychol. 1. Abt. Ergänzungsband 11 (1925). — [3]) *J. Thomas Williams:* J. of the americ. med. assoc. **79** (1922). — [4]) Vgl. z. B. *Th. Hausmann:* Die methodische Gastrointestinalpalpation. 2. Aufl. Karger, Berlin 1918. — *A. Goldscheider* und *P. Hoefer:* l. c. S. 551, Zitat 1. — [5]) Vgl. hierzu *David Katz:* l. c. S. 537, Zitat 1 (119 ff).

Fragen wir uns, ob wir imstande sind, uns aus den bisher geschilderten Kenntnissen des Drucksinnes und seiner Leistungen ein Bild über die Art der Erwerbung der so mannigfaltigen Tasterlebnisse zu machen, so müssen wir das verneinen. Nehmen wir den allereinfachsten Fall: die Haut der Volarfläche der Finger streicht über ein rauhes Papier. Es kommen in diesem Falle nur Erregungen von Perzeptionsorganen, die in der Oberfläche der Haut liegen, für die Vermittlung von Empfindungen in Frage. Wir erkennen die Rauhigkeit als solche und können ferner zum Ausdruck bringen, ob sie unbedeutend oder aber höheren Grades ist. Der Reiz ist ein flächenhafter. Ist nun allein der Umstand maßgebend, daß dieser ein quantitativ verschiedener ist — verursacht durch die Erhebungen und Vertiefungen auf der Papieroberfläche —, oder sind die in Frage kommenden Sinneszellen verschieden abgestimmt? In dieser Richtung ist die genaue Beobachtung der Folgen eines Einzelreizes von größter Bedeutung. Wird ein Druckpunkt mittels eines Tasthaares mit verschiedener Druckstärke gereizt, dann entstehen Druckempfindungen von verschiedener Intensität, und zugleich sind sie auch verschieden „gefärbt". Von verschiedenen Empfindungsqualitäten kann wohl nicht gesprochen werden, obwohl sich bei jeder Intensitätssteigerung in der Empfindung eine ganz charakteristische Veränderung vollzieht. Bei ganz leichtem Aufsetzen des Tasthaares wird eine fadenförmige, helle Empfindung wahrgenommen. Wir sprechen von einer Berührungsempfindung. Nimmt der Druck zu, dann wird die Empfindung schwerer und fester. Sie hat bisweilen etwas Pralles, Zitterndes, Elastisches an sich. Bei noch stärkerem Druck wird sie körnig. Es ist, als ob man auf ein kleines, hartes Sandkorn drückte, das in die Haut eingebettet ist. Es kann schließlich eine reine Druckempfindung zustande kommen[1]). Wir erkennen aus dieser Schilderung, daß verschiedene Druckintensitäten sich zentral verschieden auswirken. Sollte nicht, wie schon S. 548 geschildert, die aus einem Flächenreiz hervorgehende Gesamtempfindung sich aus der Summation all der quantitativ verschiedenartigen Einzelreize, die auch zu entsprechend verschiedenen Erregungszuständen führen, herausbilden? Oder sind die einzelnen Drucksinnesorgane verschieden abgestimmt? Stört die Unmöglichkeit der Analyse der Gesamtempfindung in Einzelempfindungen die klare Einsicht in die Beziehung der die Empfindung auslösenden Reize zu jener? Wir müssen zur Zeit diese Fragen offen lassen.

Bei der Betastung von Oberflächenstrukturen können Vibrationsempfindungen[2]) eine bedeutsame Rolle spielen. Es ist dies dann der Fall, wenn Rauhigkeiten vorhanden sind. Wir vernehmen bei der Bewegung des tastenden Fingers über eine rauhe Fläche ein Geräusch[3]). Das bedeutet, daß Schwingungen ausgelöst werden. Die Vibrationsempfindungen sind in ihrer Intensität von dem Charakter der Oberflächenstruktur abhängig. Von ganz besonderem Interesse ist, daß manche Taubstumme mittels Vibrationsempfindungen zu einem Sprachverständnis gelangen können[4]), ja es

[1]) Wir folgen hier einer Schilderung von *E. B. Titchener:* Lehrbuch der Psychologie (übersetzt von *O. Klemm*). 1. Teil. 148 ff. Leipzig 1910. — [2]) Vgl. die Literatur über Vibrationsempfindungen bei *C. Frank:* Arch. f. Psychiatrie und Nervenkr. **62**. 712 (1921). — [3]) *David Katz* (l. c. S. 537) stellt die Vibrationsempfindungen in Parallele mit solchen des Schalles. In beiden Fällen sind es Oszillationen, die als Reiz wirken. — [4]) *H. Gutzmann:* Verhandl. der deutschen otol. Gesellsch., 15. Versammlg., Wien 1906; Arch. f. Laryng. und Rhinol. **31**. 389 (1918); Z. f. klin. Medizin. **60**. 233 (1906). — Vgl. weitere Literatur bei *David Katz:* l. c. S. 537 (187 ff.).

sind Fälle bekannt, bei denen durch sie sogar Musik „empfunden" werden kann[1]).

Eine gewichte Frage ist ferner die, ob wir Tastvorstellungen von Objekten besitzen. Stellen wir uns Wolle, Holz, Glaspapier, eine Glasplatte usw. vor, und versuchen wir uns den Tasteindruck vorzustellen, den diese Objekte bei ihrer Betastung hervorrufen würden. Zunächst tritt das optische Erinnerungsbild der einzelnen Gegenstände in Erscheinung. Wir können jedoch auch ganz gut das der Oberflächenstruktur eigene Tastvorstellungsbild erwecken. Es gelingt dies jedoch nur auf dem Wege der zugehörigen Bewegungsvorstellung, d. h. wir stellen uns z. B. vor, daß die Hand über eine glatte, rauhe usw. Fläche hinwegstreicht[2]). Die Welt als Tastvorstellung ist somit die durch die tastende Hand vermittelte[2, 3]). Wir erkennen aus diesen kurzen Hinweisen ohne weiteres, wie außerordentlich verwickelt die Verankerung von Tastempfindungen und -wahrnehmungen in unserem Bewußtseinsinhalt ist und wie zahlreiche Beziehungen geknüpft werden: solche zu optischen Erinnerungsbildern und ferner zu Bewegungsvorstellungen.

Betrachten wir einen Blindgeborenen in seinem ganzen Verhalten gegenüber der Umwelt, und lassen wir ihn ferner Gegenstände betasten oder in ganz einfachen Versuchen z. B. verschieden rauhe Papiersorten beurteilen, dann empfangen wir den Eindruck, daß ihm der Tastvorgang von den zugehörigen Sinnesapparaten aus das gleiche leistet wie uns, und doch ist diese Annahme nicht ohne weiteres berechtigt. Es geht dies ganz klar aus Beobachtungen an einem Patienten hervor, bei dem durch eine Gehirnverletzung die mittels des Lichtsinnes vermittelten Vorstellungen vollständig verloren gegangen waren[4]). Die Druckempfindungen waren allgemein herabgesetzt, jedoch im übrigen auslösbar. Schloß der Patient die Augen, dann war keine Lokalisation bei Berührungen mehr möglich. Es konnten keine Raumschwellen festgestellt werden, weil die zweifache Berührung nicht erkannt wurde. Bei bewegtem Tastorgan vermochte der Patient Samt, Schwamm, Gummi, Metall, Watte zu unterscheiden. Oberflächenstrukturen wurden auch erkannt und Bezeichnungen, wie rauh, glatt, hart, weich, richtig verwendet. Diese Feststellungen zeigen, daß das Erkennen von Formen und von Oberflächenstrukturen ganz verschiedene Dinge sind. Es kann dasjenige der letzteren erhalten und jenes der ersteren ganz aufgehoben sein. Von diesen Gesichtspunkten aus kann man wohl kaum von einem primär vorhandenen Tastraum sprechen, d. h. Raumvorstellungen, die ausschließlich von den in dieser Vorlesung besprochenen Sinnesapparaten aus erworben sind, dürften kaum vorhanden sein. Von ihnen aus ergeben sich erst mittels jener Vorstellungen solche des Raumes, die uns der Lichtsinn vermittelt. Beiderlei Vorstellungsgebiete sind schließlich so innig mit einander verwoben, daß sich Tastempfindungen in Raumwerten auswirken[5]).

---

[1]) Vgl. *Helen Keller:* Die Geschichte meines Lebens. 14. Aufl. Stuttgart 1905. — *W. Stern: Helen Keller:* Z. f. angewandte Psychol. **3**. 327 (1910). — *David Katz:* l. c. S. 537, S. 192, Fall Sutermeister. — [2]) *Katz:* l. c. S. 537 spricht von einer „Gedächtnistastung" (S. 47). — [3]) Vgl. hierzu auch *K. Bürklen:* Blindenpsychologie. 182. Leipzig 1924. *Bürklen* schildert die Vorstellungsweise eines Blindgeborenen, wie folgt: „In seiner rechten Hand ist der Sammelplatz aller seiner Ideen im Urteilen und Schließen." — [4]) *K. Goldstein* und *A. Gelb:* Z. f. Psychol. **83**. 12 (1919). — [5]) Vgl. hierzu u. a. *W. Ahlmann:* Arch. f. d. ges. Psychologie. **46**. (1924). — *D. Katz:* l. c. S. 537 (238 ff.). — *E. Bonaventura:* Riv. di psicol. **17**. 35, 119, 227 (1921). — *E. Gell-*

Der führende Einfluß der optischen Raumvorstellungen wird uns in der Regel nicht bewußt. Erst dann, wenn, wie beim oben erwähnten Fall, die optischen Erinnerungsbilder in Fortfall kommen, wird offenbar, daß nunmehr Tastempfindungen nicht mehr ausreichen, um von ihnen aus räumliche Beziehungen zu knüpfen. Wir können zum Ausdruck bringen, daß die Tastempfindungen beim Sehenden durch die Lichtempfindungen und die an sie sich anschließenden Wahrnehmungen und Vorstellungen eine ganz bestimmte Färbung erhalten, die dem Blindgeborenen bzw. demjenigen, dessen optische Vorstellungen ausgelöscht sind, fehlt. Damit ist natürlich nicht zum Ausdruck gebracht, daß unbeeinflußte Tastempfindungen nicht von allergrößter Bedeutung für unsere ganze Vorstellungswelt sind. Mit dem Lichtsinn vermögen wir zahlreiche Oberflächeneigenschaften nicht wahrzunehmen. Wären Tastempfindungen ausgeschlossen, dann würde uns die Vorstellung des Weichen, des Harten, des Rauhen, Glatten usw. fehlen. Ohne jeden Zweifel beeinflussen Tastempfindungen auch solche, die vom Lichtsinn aus geweckt werden. Wir erkennen eine Fläche mit seiner Hilfe als rauh oder glatt und sind dabei durchaus nicht sicher, ob tatsächlich eine Beobachtung vorliegt, die wir dem genannten Sinn verdanken, oder aber ob nicht die sich hinzugesellende Tastvorstellung des Rauhen und Glatten mit hineinspielt.

Wir werden auf die Beziehungen zwischen Licht- und Tastempfindungen noch mehrfach zurückkommen. Tastsinn und Lichtsinn arbeiten vielfach, ohne daß wir uns dessen bewußt werden, zusammen. Beide ergänzen sich in vieler Hinsicht. Stehen wir still, dann zeigt unser Körper geringfügige Schwankungen. Sie werden sofort größer, wenn wir die Augen schließen. Sie überschreiten jedoch auch jetzt nicht gewisse Grenzen. Bei der Mitwirkung des Lichtsinnes reguliert er die Stellung des Körpers. Fällt sein Einfluß weg, dann kommt es zu gröberen Gleichgewichtsveränderungen. Erst dann, wenn diese eine gewisse Größe erreicht haben, erfolgt Erregung jener Sinnesorgane, die in der Haut, der Muskulatur, den Sehnen usw. jenes Körperteiles eingebettet sind, der von den Veränderungen der Körperlage in erster Linie betroffen wird. Es ist dies der Fuß und vor allem die Gegend des Fußgelenkes.

Überblickt man das, was wir über die Funktion und vor allem die Bedeutung der in die Haut eingelagerten Sinnesapparate und ferner über die den Muskeln, Sehnen, Faszien usw. angehörenden mitteilen konnten, dann bleibt unverständlich, weshalb man auf diese Sinne die Bezeichnung der „niederen" anwenden konnte! Gewiß nehmen sie in mancher Hinsicht gegenüber anderen Sinnen eine Sonderstellung ein, und zwar insbesondere insofern, als die Beziehungen zu jenen Erscheinungen innerhalb des Organismus, die wir Gefühle nennen, zum Teil sehr innige sind. Das gilt z. B. für den Schmerzsinn. Aber auch beim Temperatursinn spielen Komplexempfindungen eine große Rolle. Beim Drucksinn und dem Tiefengefühlssinn haben wir einerseits Erregungen, deren Ursache wir auf die Außenwelt beziehen (exterozeptive Reize) und andererseits solche, die propriozeptiven ihre Entstehung verdanken. Die überragende Bedeutung von engsten Beziehungen zwischen Tasteindrücken und zahlreichen von anderen Sinnesorganen aus vermittelten Empfindungen haben wir genugsam betont.

---

horn: Z. f. d. ges. Neurologie u. Psychiatrie. **72**. 267 (1921); *Pflügers* Archiv. **196**. 311 (1922). — *J. Wittmann:* Arch. f. d. ges. Psychol. **47**. 436 (1924).

Wir sind wiederholt auf Geschehnisse im Organismus gestoßen, die wir mehr oder weniger restlos auf unser eigenes Ich beziehen, d. h. wir kennen vielfach das auslösende Moment nicht und objektivieren den Empfindungskomplex — Gemeingefühle genannt — in keiner Weise. Es fehlt jede Beziehung zur Außenwelt. Die Gefühle stellen etwas derart „Subjektives" dar, daß ihre Schilderung nur eine subjektive sein kann, d. h. Hunger-, Durst- usw. -gefühle stellen Erscheinungen dar, die bei jedem Individuum neben allgemeinen Grundzügen ein persönliches Gepräge haben. Alle Gemeingefühle sind von größter Bedeutung für den Organismus. Wir beachten sie im allgemeinen nur in ihren größeren Auswirkungen. Gewiß kommt den ihnen zugrunde liegenden Vorgängen jedoch bereits eine Bedeutung zu, ehe sie zu bestimmten Gefühlen führen. Ungezählte Vorgänge im Organismus erfahren eine Beeinflussung, ohne daß es zu zentralen Einwirkungen kommt. All die fortwährend sich vollziehenden Gleichgewichtsstörungen und Zustandsänderungen aller Art werden von den Zellen und Geweben aus selbst gesteuert. Erst bei größeren Ausschlägen erfolgt offenbar ein Eingreifen von Einrichtungen, die von außerhalb in das Zellgetriebe einwirken — Nervensystem (insbesondere das sympathische und parasympathische) und Inkretionsorgane. Die Anbahnung von Gefühlen steht ohne Zweifel mit Geschehnissen im gesamten Zellstaat in engstem Zusammenhang, d. h. auch sie bedürfen der Erregungen, die auf Nervenbahnen weitergeleitet werden und sich zentral — in Sympathikuszentren und zum Teil auch in zerebralen — in mannigfacher Weise auswirken. Ein harmonischer Zusammenklang aller auf das innigste miteinander verwobenen Zellvorgänge bringt das Gefühl des Wohlbefindens hervor. Es wird ein Zustand erzeugt, der in einem harmonischen Rhythmus schwingt. Störungen im Zusammenspiel des Zellkonzertes führen zu Disharmonien. Gleichgewichtsstörungen kommen nicht mehr zum Ausgleich, oder es werden neue Gleichgewichte erreicht, die sich in die Gesamtheit der Vorgänge im Organismus nicht reibungslos einfügen. Es entsteht das Gefühl des Unwohlseins, der Abgeschlagenheit usw. Gefühle sind es, die in den mannigfachsten Nuancen und Abstufungen das beherrschen, was wir als die Gesamtstimmung des Organismus bezeichnen.

Unsere Kenntnisse über die Entstehung der einzelnen Gefühle und die Anteile an Einzelvorgängen, aus denen sie sich zusammensetzen, sind sehr gering. Daher kommt es, daß sie trotz ihrer so außerordentlich großen Bedeutung für das gesamte Geschehen im Organismus als besondere physiologische Leistungen kaum ausgewertet sind. Ihr Studium ist in den wesentlichsten Zügen der Psychologie vorbehalten geblieben. Darüber darf nicht vergessen werden, daß wir zahlreiche Anhaltspunkte dafür haben, daß teils im Organismus selbst sich bildende Produkte, teils solche, die wir von außen zuführen, ohne jeden Zweifel direkt oder indirekt auf die Entstehung bestimmter Gefühle Einfluß haben. Es sei an den überragenden Einfluß der Inkretionsorgane auf solche hingewiesen. Als Beispiel seien die Geschlechtsdrüsen in Beziehung zum Geschlechtstrieb mit allen Gefühlen, die durch ihn zur Erweckung kommen genannt. Ferner sei an die Schilddrüse, die Nebennieren erinnert. Es sei ferner darauf hingewiesen, wie rasch Menschen und Tiere appetitlos werden, wenn längere Zeit hindurch eine gleichförmige Kost verabreicht wird. Geben wir z. B. Tauben ausschließlich geschliffenen Reis zu fressen, so stellt sich

bald völlige Appetitlosigkeit ein. Verabreicht man pro Tag etwa 0·1 *g* Trockenhefe, dann erfolgt Nahrungsaufnahme[1]). Es ist ferner beobachtet worden, daß das Hungergefühl nach Herabsetzung des Chlor-Vorrates des Körpers verschwindet[2]). Appetit, Hunger und Durst[3]), diese wichtigen Regulatoren unserer Ernährung, und vor allem auch das Sättigungsgefühl bewirken, daß in der ganzen Welt die Nahrungszufuhr ihrem stofflichen und energetischen Inhalte nach auffallend gleichmäßig und angepaßt an den Bedarf ist. Trotz aller Bemühungen ist es nicht gelungen, klarzustellen, wodurch das Gefühl des Hungers herbeigeführt wird. Es ist daran gedacht worden, daß bestimmte Kontraktionsarten der Magenmuskulatur[4]) — die sogenannten Hungerkontraktionen — als auslösendes Moment in Frage kommen könnten, jedoch steht fest, daß auch beim Fehlen des Magens Hungergefühle auftreten. Der Appetit auf Nahrung im allgemeinen oder auf ein besonderes Nahrungsmittel steht dem Hungergefühl nahe. Er ist sehr leicht beeinflußbar. Ekel verscheucht ihn[5]). Auch der Atmungsvorgang kann zu Empfindungen und Gefühlen führen, die für den Organismus von größter Bedeutung sind. Es ist vor allem das Gefühl der Atemnot und der mit ihr verknüpften Beklemmung, das im Anschluß an Dyspnoe das unwiderstehliche Bedürfnis zu gesteigerter und beschleunigter Atmung hervorruft. Es ist offenbar die Wasserstoffionenkonzentration des Atemzentrums, die bei Überschreiten einer gewissen Grenze in ihm einen Erregungszustand schafft, der eine erhöhte Kontraktion der Atemmuskulatur zur Folge hat[6]). Diese bedingt eine vermehrte Erregung der in den in Frage kommenden Muskeln befindlichen Sinnesorgane, als deren Folge das Auftreten der Atemnot anzusehen ist[7]).

Unser Bestreben muß sein, den bestimmte Gefühle auslösenden Vorgängen auf die Spur zu kommen. Wir zweifeln nicht daran, daß ununterbrochen Erregungen von den einzelnen Zellen des Organismus aus nach nervösen Zentren laufen und dort bestimmte Vorgänge auslösen, die bestimmend für den Gefühlstonus sind. Sind einerseits Zellvorgänge maßgebend für seine Entstehung, so wirkt ohne Zweifel die Gesamtstimmung wiederum auf das Zellgeschehen zurück. Freude, Trauer usw. sind sicherlich nicht ohne Einfluß auf die Tätigkeit mancher Zellarten. Wir sprechen von einer Umstimmung. Wir kennen die tiefgehende Einwirkung eines Stimmungsumschwunges auf das Befinden von Kranken und wissen, daß die Umwelt ganz allgemein unsere Innenwelt beeinflußt.

Die gewaltigen Lücken in unserer Erkenntnis des Zustandekommens und des Wesens der Gemeingefühle darf uns nicht davon abhalten, uns mit ihnen zu beschäftigen. Manche Einzelbeobachtung vermag uns in der Aufklärung ihrer Entstehung, ihres Wesens und ihrer Bedeutung weiterzuführen.

---

[1]) Vgl. Physiologische Chemie II, Vorlesung 22. — [2]) *R. Rosemann: Pflügers* Arch. **142**. 208 (1911). — [3]) Vgl. hierzu *W. R. Cannon:* Proceed. of the royal soc. **90**. (B). 283 (1918). — [4]) Vgl. *A. J. Carlson:* Americ. j. of physiol. **31**. 151, 175, 212, 318 (1913); **32**. 245, 369, 389, 398 (1913); **33**. 95, 126 (1914). — [5]) Vgl. hierzu *Walter R. Cannon:* Bodily changes in pain, hunger, fear and rage. D. Appleton u. Co. New York und London 1923. — *Arnold Durig:* Appetit. J. Springer, Berlin 1925. — *Robert E. Mark* und *R. J. Wagner:* Wiener klin. Wschr. Nr. 33 (1925). — Vgl. auch Physiologie II, S. 505. — [6]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 2, 17. — [7]) Vgl. *Goldscheider, Joachimoglu* und *E. Rost:* Med. Klinik. **22**. 239, 282 (1926).

Vorlesung 22.

Reizaufnahmestellen, für die mechanische Einflüsse den adäquaten Reiz darstellen, und die von ihnen auslösbaren Empfindungen und Gefühle.

(Fortsetzung.)

Die zugehörigen Leitungsbahnen und Zentren. Folgen teilweisen oder vollständigen Ausfalls von Funktionen der dem Drucksinn und dem Druckgefühlssinn zugehörigen Einrichtungen. Beobachtungen über Täuschungen.

Wir haben eine ganze Reihe von Empfindungen und auch von Gefühlen kennen gelernt, die durch mechanische Reize ausgelöst und von bestimmten Reizaufnahmeapparaten aus in bestimmten Leitungsbahnen den zugehörigen Zentren in Form von Erregungen zugetragen werden. A priori würden wir geneigt sein, für jede Empfindungsart ein besonderes Sinnesorgan anzunehmen, das mittels einer besonderen Nervenbahn in Beziehung zu bestimmten Stellen des Zentralnervensystems tritt. Man könnte an eine Art von Projektion der Sinnesfelder der Haut und derjenigen der tieferen Gewebe auf bestimmte Großhirnrindenanteile denken und so die Analogie zwischen den Verhältnissen, wie wir sie beim Lichtsinn kennen gelernt haben, über das hinaus spinnen, was wir bei der Erörterung des Lokalisationsvermögens beim Drucksinn bereits zur Sprache gebracht haben (vgl. S. 547). In der Tat finden sich in der Haut und namentlich in den tiefer gelegenen Geweben mancherlei verschieden gebaute Sinnesorgane, ja sie überraschen uns geradezu durch ihre Mannigfaltigkeit. Es wäre ein Leichtes, für die Anzahl der in Frage kommenden Empfindungen eine entsprechende Anzahl von besonderen Reizaufnahmestellen auszusondern. Es ist durchaus möglich, ja sogar wahrscheinlich, daß die besondere Struktur der Anfänge ungezählter sensibler Leitungsbahnen in Beziehung zu der Qualität des Reizes und zugleich zu der besondern Empfindungsqualität steht. Wenn auch zur Zeit das Bestreben besteht, Berührung, Druck, Vibration, Kitzel als qualitativ gleiche Empfindungen aufzufassen, und nur Modifikationen der entsprechenden Empfindungsqualitäten, verursacht durch verschiedene Reizintensitäten und zeitliche Bedingungen, anerkannt werden, so dürfen wir doch keinen Augenblick aus den Augen verlieren, daß bei jeder Einwirkung von Druck, sofern nicht absichtlich Druckpunkte einzeln gereizt werden, eine ganze Reihe von Sinnesorganen beansprucht wird. Würden wir den Erregungsvorgang kennen, dann vermöchten wir uns ein Urteil darüber zu bilden, was das

Zusammenfließen von Einzelerregungen für Folgen hat. Wir würden sehr wahrscheinlich erkennen, daß jede einzelne von den Drucksinnesapparaten aus ausgelöste Empfindung die Resultante von vielen Einzelvorgängen darstellt. Leider vermag das Experiment hier nur sehr ungenügend Aufklärung zu geben. Der Tierversuch kommt zur Lösung derartiger Probleme gar nicht in Frage. Unsere Hoffnung richtet sich auf Störungen von Einzelfunktionen nach möglichst lokalisierten Herden im Zentralnervensystem und in peripherer gelegenen Teilen des gesamten, in Frage kommenden Sinnesapparates. Wir werden erfahren, daß in dieser Richtung bereits außerordentlich wichtige Beobachtungen vorliegen.

Der Umstand, daß wir stattgefundene Berührungen lokalisieren können[1]), und daß wir ferner bei zwei solchen die Richtung der berührten Stellen zueinander anzugeben vermögen, läßt ebenfalls vermuten, daß Beziehungen zwischen der Reizaufnahmestelle und jener Stelle vorhanden sein müssen, in der eine zu einer bestimmten Empfindung führende Zustandsänderung herbeigeführt wird, die so gestaltet ist, daß eine Projektion derselben an den berührten Ort möglich ist. Wir werden gleich erfahren, daß die einzelnen Nervenbahnen zu Nervenbündeln vereinigt zentralwärts ziehen[2]), wobei diese namentlich in den Plexus in ihrer ganzen Anordnung mancherlei Verschiebungen erfahren. Trotzdem bleibt, wie wir noch erfahren werden, die Beziehung der einzelnen Hautbezirke zu den zugehörigen hinteren Wurzeln gewahrt. Es folgen dann noch beim Verlauf der Bahnen im Rückenmarke bis hinauf zur zugehörigen Großhirnrinde Leitungsunterbrechungen. Wir haben keine morphologisch gesicherten Anhaltspunkte dafür, daß die Druckpunkte in ihrer Anordnung in der Haut in der Großhirnrinde eine entsprechend angeordnete Vertretung besitzen. Das gleiche gilt für die übrigen der genannten Sinnesorgane. Obwohl somit der anatomische Beweis für eine zentrale Wiederholung der Anordnung peripherer Sinnesapparate fehlt, so darf doch mit Bestimmtheit angenommen werden, daß in irgend einer Form die Zusammengehörigkeit von solchen, die gewohnheitsgemäß zusammenwirken, auch zentral gewahrt ist[3]). Eine solche Organisation vermag nun an und für sich das Vorhandensein eines sog. Lokalzeichens *(Lotze)*[4]), das die periphere Lokalisation ermöglicht, noch nicht zu erklären. Wir können uns wohl vorstellen, daß Empfindungen, entsprechend der Intensität der peripher ausgelösten Erregungen, verschieden stark ausfallen, jedoch vermögen wir uns kein Bild davon zu machen, wie ohne weiteres mit ihnen lokalisierte Projektionen verbunden sein können. Man hat an die Möglichkeit gedacht, daß gewisse Modifikationen von Empfindungsqualitäten Anhaltspunkte für die Lokalisation der sie auslösenden Reizstellen ergeben könnten. Eine an der Wange oder am Oberschenkel statt-

---

[1]) Über die Feinheit der Lokalisation vgl. z. B. *John S. P. Stopford:* J. of anat. **55**. 249 (1921). — [2]) Es ist die Frage aufgeworfen worden, ob jedes Sinnesorgan der Haut, der Muskeln usw. durch eine besondere Nervenfaser in Beziehung zum Zentralnervensystem tritt. Sie ist verneint worden, und zwar weil die Anzahl der in den hinteren Wurzeln vereinigten Fasern dafür zu klein ist. Es soll jeder Reizaufnahmeapparat zwei Äste von Nervenfasern aus erhalten, und zwar in einer Kombination, die für jede Sinneszelle spezifisch ist. Würde diese Ansicht bestätigt, dann würde sich die Möglichkeit der Lokalisation auf eine einfache Weise aus der Innervation erklären. Vgl. hierzu *M. v. Frey:* Abhandl. d. Gesellsch. d. Wissensch., Leipzig. **23**. 175 (1896). — [3]) Vgl. hierzu *Goldscheider: Pflügers* Arch. **209**. 518 (1925). — [4]) *Lotze:* Mediz. Psychologie. Leipzig 1852; Rev. philos. 4. 345 (1877).

gehabte Berührung hat eine verschiedene „Färbung“ [1]). Doch würde, soweit unsere Kenntnisse reichen, eine solche Auszeichnung der einzelnen Empfindung nur für grobe Lokalisationen genügen. Wahrscheinlich liegen die Verhältnisse bedeutend komplizierter. Es sind Bewegungsvorstellungen, die mit von bestimmten Stellen ausgelösten Empfindungen in Beziehung treten, als wegleitend für ihre Lokalisation in Betracht gezogen werden. Es könnte eine solche dadurch geknüpft werden, daß auf Berührung bestimmter Stellen mit einer entsprechenden Bewegung geantwortet wird (Abwehrbewegung, Kratzen usw.). Beim Kinde sind solche Bewegungen in der ersten Zeit häufig, später werden sie vielfach unterdrückt. Ferner könnte eine Einordnung der Beziehungen der zentralen Elemente zueinander auch dadurch stattfinden, daß die eintreffenden Erregungen stets durch eine bestimmte Abstufung ausgezeichnet sind. Stellen wir uns vor, daß ein Druck auf eine bestimmte Hautstelle einwirkt, dann wird es Orte höchsten Druckes geben, von denen aus er mehr und mehr nach allen Seiten abfällt [2]). Es sei der Druckpunkt *a* z. B. derjenige, der vom Druck direkt getroffen wird. Ihm benachbart liegen in bestimmter Anordnung die Druckpunkte *b, c, d* usw. *b,* als der unmittelbar benachbarte Punkt, wird gegenüber *c* und *d* usw., die peripherer liegen, stärker, jedoch weniger stark als *a* gereizt usw. Bei einer anderen Gelegenheit wird *c* der am stärksten gereizte Druckpunkt sein, und es werden dann *b*, *a* und *d* usw. entsprechend geringer erregt werden usw. Es wird dies insbesondere dann der Fall sein, wenn Tasten stattfindet, d. h. wenn Bewegungen ausgeführt werden. Der Umstand, daß immer und immer wieder bestimmte Elemente der Großhirnrinde gemeinsam, in jedoch abgestufter und dadurch gekennzeichneter Weise in Erregung versetzt werden, verbunden mit bestimmten Bewegungsvorstellungen, hilft wahrscheinlich mit, eine Lokalisation zu ermöglichen [3]). Endlich hat ohne jeden Zweifel beim Sehenden auch der Lichtsinn einen ganz hervorragenden Einfluß auf die Prägung von „Lokalzeichen“.

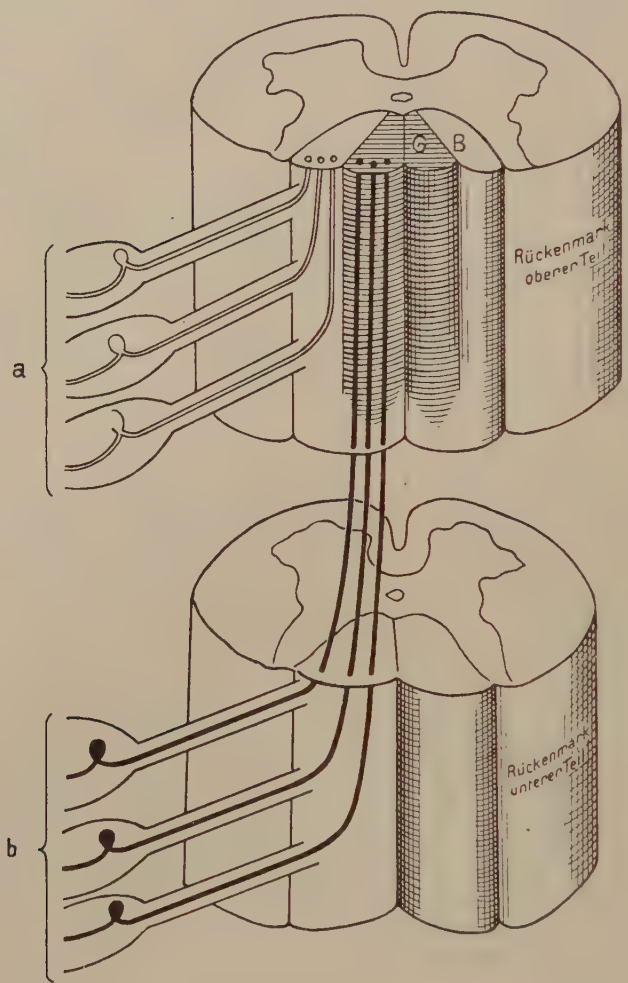
Verfolgen wir nun zunächst die in Frage kommenden Nervenbahnen vom peripher gelegenen Sinnesorgan aus bis zum zugehörigen Zentrum. Vereint mit anderen ziehen die Fasern durch die hintere Wurzel in das Rückenmark ein. Der Nervenfasereintritt ist ein ganz charakteristischer. Er ist für alle durch die hintere Wurzel dem Rückenmark zugeführten Bahnen der gleiche. Er erfolgt medial von der Spitze des Hinterhorns. Es erfolgt Teilung jeder einzelnen Faser in einen absteigenden und einen aufsteigenden Ast. Von beiden gehen Kollateralen ab, die Beziehungen zu bestimmten Ganglienzellen in verschiedener Höhe des Rückenmarks aufnehmen. Betrachten wir nun zunächst jene Bahnen, die Druck-, Berührungs- und Vibrationsempfindungen vermitteln. Ihr Verlauf ist kein einheitlicher. Ein Teil der Fasern schließt sich jenen Bahnen an, die der Auslösung von Schmerz- und Temperaturempfindungen

---

[1]) Vgl. hierzu *Wundt:* Grundriß der physiolog. Psychologie. 6. Aufl. 2. 4. 519. W. Engelmann, Leipzig (1904). — *v. Kries:* Allgemeine Sinnesphysiol. 205 ff. F. C. W. Vogel, Leipzig 1923. — [2]) Vgl. hierzu *Th. Ziehen:* Leitfaden der physiologischen Psychologie. 12. Aufl. 115 ff. G. Fischer, Jena 1924. — Vgl. auch *K. Stumpf:* Über den psychologischen Ursprung der Raumvorstellung. Leipzig 1873. — *V. Henri:* Über die Raumwahrnehmungen des Tastsinnes. Berlin 1898. — *Ackerknecht:* Die Theorie der Lokalzeichen. Tübingen 1904 — [3]) Vgl. hierzu aus *Goldscheider: Pflüger*s Arch. **209**. 518 (1925).

dienen. Wir haben dieses Umstandes schon S. 503 gedacht. Wir können uns deshalb kurz fassen. Es enden die ins Rückenmark eingetretenen Bahnen nach kurzem Verlauf in der grauen Substanz des Rückenmarks (Hinterhornrest). Von da aus beginnt ein neues Neuron. Die Nervenzellen-

Abb. 271.



Aufbau der Hinterstränge.
G = *Goll*scher Strang (Funiculus gracilis).
B = *Burdach*scher Strang (Funiculus cuneatus).
a = lange Hinterwurzelfasern aus der oberen Körperhälfte.
b = lange Hinterwurzelfasern aus der unteren Körperhälfte.

fortsätze der Ganglienzellen, um die sich die Hinterwurzelbahnfasern aufgesplittert haben, ziehen durch die vordere Kommissur auf die andere Seite zum Seitenstrang und bilden den Tractus spino-thalamicus. Dieser schließt sich weiter oben der medialen Schleife an. Mit dieser endet der

genannte Traktus an Ganglienzellen des Thalamus. Von da verlaufen Nervenzellenfortsätze teils direkt durch die innere Kapsel, teils erst nach Durchtritt durch den Linsenkern zur Großhirnrinde, und zwar zur Gegend der hinteren Zentralwindung und zum angrenzenden vorderen Anteil des Parietallappens. Eine Störung im genannten Bahngebiet wird sich nach erfolgter Kreuzung auf der Gegenseite auswirken. Das gleiche ist der Fall, wenn die zugehörigen Zentren in ihren Funktionen gestört sind. Es kommt jedoch zu keiner vollständigen Ausfallserscheinung, wie beim Temperatur- und Schmerzsinn, weil ein Teil jener Bahnen, die Berührungs-, Druck- usw.-Empfindungen vermitteln, einen anderen Verlauf nimmt[1]), und zwar verbleibt dieser im Hinterstrang und bildet einen Teil jener Fasern, die, ohne mit Ganglienzellen des Rückenmarks Beziehungen anzuknüpfen, erst in den sog. Hinterstrangkernen der Medulla oblongata ihr Ende finden.

Abb. 272.

Aufsteigen der Hinterstrangbahnen.

Die Kenntnis des Verlaufs der langen Hinterwurzelbahnen in den Hintersträngen ist für die Deutung des Sitzes von Veränderungen im Rückenmark bei Ausfallserscheinungen von größter Bedeutung. Wie in Abb. 271[2]) und 272[3]) dargestellt ist, treten die Hinterwurzelbahnen auf jedem Niveau des Rückenmarks stets lateral von den bereits vorhandenen, d. h. weiter unten in dieses gelangten Nervenfasern ein. Dadurch kommt es, daß diese letzteren immer weiter medialwärts gedrängt werden, je weiter sie im Rückenmark nach oben gelangen. Gleichzeitig werden die Nervenfasern dünner. Das hat zur Folge, daß auf dem Rückenmarksquerschnitt, jene mediale Zone, die an das Septum grenzt, feinere Nerven-

[1]) Vgl. *K. Petrén:* Skand. Arch. f. Physiol. **13**. 9 (1902); Arch. f. Psychiatrie. **47**. 495 (1911). — *M. Rothmann:* Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **43**. 433 (1912). — [2]) Entnommen: *Robert Bing:* Lehrb. d. Nervenkrankh. 3. Aufl. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1924. — [3]) Entnommen: *Emil Villiger:* Gehirn und Rückenmark. 8. bis 10. Aufl. Wilh. Engelmann, Leipzig 1922.

faserquerschnitte aufweist, als jene laterale, die der medialen Seite des Hinterhorns benachbart ist[1]).

Man trifft somit z. B. auf einem Querschnitt des Halsmarkes jene Fasern dem Septum benachbart, die in der Höhe des sakralen Teiles des Rückenmarkes eingetreten sind; dann folgen nach außen jene, die in seinem lumbalen Anteil es betreten haben. Weiterhin folgen die thorakalen und den Hinterhörnern unmittelbar angeschlossen, die zervikalen Neurone. Wir können im Halsmark schon makroskopisch jene langen Hinterwurzelfasern, die vom vierten Thorakalsegment abwärts das Rückenmark betreten haben, von denen unterscheiden, die von jenem Segment aufwärts hinzukommen. Die erstere Fasergruppe — *Goll*scher Strang genannt — umfaßt die der unteren Körperhälfte angehörigen Bahnen und die letztere — der *Burdach*sche Strang — diejenigen der oberen Körperhälfte.

Von den Ganglienzellen der Hinterstrangkerne gehen Nervenfortsätze aus, die nach erfolgter Kreuzung in der medialen Schleife (diese empfängt außerdem noch vom Tractus spino-thalamicus [vgl. S. 567] und ferner aus den sensiblen Endkernen einiger Hirnnerven Fasern) zum Thalamus ziehen. Hier beginnt das dritte Neuron, das in der oben genannten Gegend der Großhirnrinde sein Ende findet. Es ist von aller größter Bedeutung, daß jene Bahnen, die Druck-, Berührungs- und Vibrationsempfindungen vermitteln, einmal bereits im Rückenmark gekreuzt im Seitenstrang nach oben ziehen und ferner ungekreuzt in den Hinterstrangbahnen die Medulla oblongata erreichen, um dann erst auf die andere Seite zu gelangen.

Es ist die Ansicht ausgesprochen worden, daß die feineren Berührungsempfindungen verknüpft mit Lokalisation durch die direkte aufsteigende Hinterstrangbahn ausgelöst werden, während die andere Bahn gröbere Empfindungen vermitteln soll, doch genügen die bisherigen Beobachtungen nicht, um eine solche Scheidung in der Funktion beider Bahnen durchzuführen[2]). Der Verlauf der Hinterstrangbahn und des Tractus spino-thalamicus ergibt sich aus Abb. 273[3]).

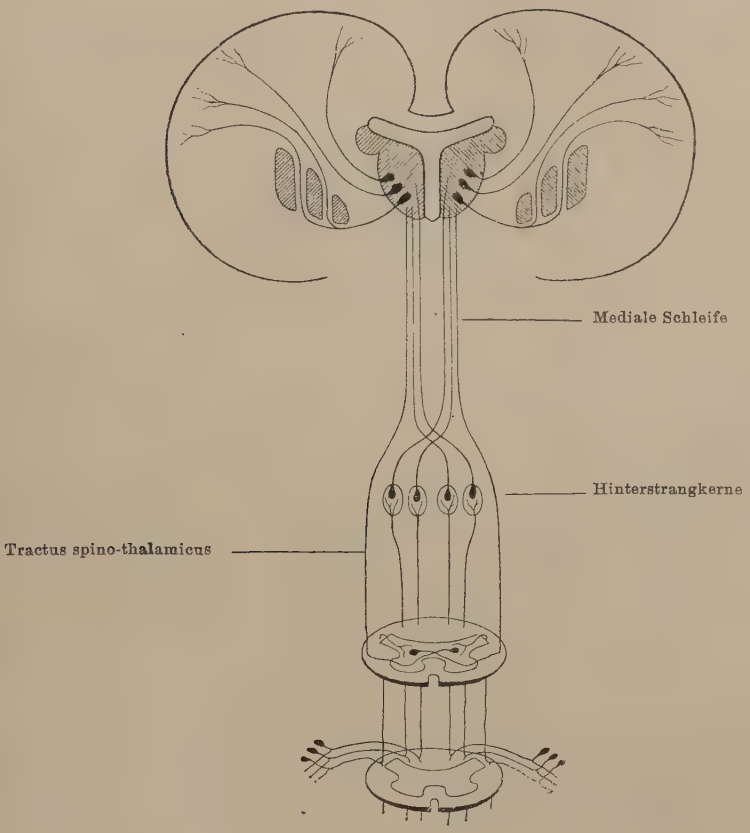
Anschließend wollen wir gleich die Frage beantworten, ob uns jene Leitungsbahnen bekannt sind, die alle jene Empfindungen vermitteln, die wir unter der Bezeichnung Lage- und Bewegungs-, Widerstands- und Schwereempfindungen kennen gelernt haben. Zahlreiche Beobachtungen an Menschen und auch an Tieren haben mit Sicherheit ergeben, daß sie im Hinterstrang verlaufen. Es sind zwei Arten des Verlaufs in diesem bekannt. Ein Teil der Fasern tritt erst in der Medulla oblongata in Beziehung zu Ganglienzellen, und zwar zu jenen, die wir schon kennen gelernt haben, nämlich zu den in den Hinterstrangkernen gelegenen. Andere Fasern verlassen, nachdem sie mehr oder weniger weit im Hinterstrang empor gestiegen sind, die genannte Bahn und endigen an Ganglienzellen, die sich in der grauen Substanz des Rückenmarks vorfinden. Es sind zwei Gruppen von solchen, die als zweites Neuron in dieser Gesamtbahn auftreten. Ein Teil von ihnen liegt am medialen Rand der Basis des Hinterhornes neben der hinteren Kommissur —

---

[1]) In den Bezeichnungen Funiculus gracilis *(Goll)* und Funiculus cuneatus *(Burdach)* spiegeln sich diese Verhältnisse wider. — [2]) Vgl. *Borchert:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 390 (1902). — *H. Fabritius:* Monatsschr. f. Psychol. u. Neurol. **21.** Ergänzungsheft 1 (1912); **30.** 103, 279, 376, 463, 546 (1912). — [3]) Entnommen: *Emil Villiger:* l. c.

genannt *Clarke*sche Säule. Von ihnen aus ziehen Nervenfortsätze seitwärts bis zum Rande des Seitenstranges, um nun in diesem ohne weitere Unterbrechung durch das Corpus restiforme zum Wurm des Kleinhirns zu ziehen. Hier endet das zweite Neuron. Die Fortsetzung findet die erwähnte Bahn, Tractus spino-cerebellaris posterior bzw. dorsalis[1]), auch *Foville-Flechsig*sches Bündel genannt, im dritten Neuron, das von Ganglienzellen des Cerebellums aus über den Thalamus bis zur Großhirnrinde reicht.

Abb. 273.



Weitere Hinterwurzelfasern, die nach mehr oder weniger langem Verlauf in die graue Substanz des Rückenmarks eintreten, splittern sich um Ganglienzellen auf, die in den seitlichen Teilen der Vorderhornbasis eingelagert sind. Die von diesen ausgehenden Achsenzylinder verlaufen

[1]) Vgl *Foville:* Traité complet de l'anatomie et de la physiol. de système nerveux cérébrospinal. 285. Paris 1844. — *P. Flechsig:* Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen dargestellt. Leipzig 1876. — Vgl. ferner *C. v. Monakow:* Arch. f. Psych. **14**. 1 (1883). — Vgl. weitere Literatur über die Kleinhirnseitenstrangbahn bei *Robert Bing:* Die Bedeutung der spino-zerebellaren Systeme. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1907.

teils nach Überschreiten der vorderen Kommissur auf der anderen Seite, teils auf der gleichen Seite bleibend an der vorderen Peripherie des Seitenstranges. Sie durchziehen die Medulla oblongata und die Brücke und dringen dann durch den vorderen Kleinhirnarm in den Vermis cerebelli ein. Die eben geschilderte Bahn führt die Bezeichnung Tractus spinocerebellaris anterior bzw. ventralis (*Gowers*che Bahn)[1]. Vom Kleinhirn aus wird dann von einem dritten Neuron über den Thalamus die Großhirnrinde im Gebiete der hinteren Zentralwindung erreicht. In Abb. 274[2]) sind die einzelnen aus den hinteren Wurzelfasern sich im Rückenmark entwickelnden Bahnen dargestellt.

Wir haben nunmehr den Verlauf aller jener Bahnen kennen gelernt, die für die Vermittlung der in der letzten Vorlesung behandelten Empfindungen in Frage kommen, und die von den Extremitäten und dem Rumpfe ausgehen. Nun besitzen ja auch die Haut des Kopfes und die benachbarten Schleimhäute Sinnesorgane, die zu jenen Empfindungen in Beziehung stehen. Für diese sind folgende Bahnen zu nennen: für die Haut des Kopfes mit Ausnahme eines den Hinterkopf umfassenden Gebietes und bestimmten Anteiles des äußeren Ohres, die vom N. occipitalis major und minor, N. auricularis magnus versorgt sind, ferner für die Schleimhäute des Auges, der Nasen- und Mundhöhle, der Zunge, des Gaumens und des Schlundes der N. trigeminus, glossopharyngeus und vagus. Jene Bahn, die von Gesichtsweichteilen aus Bewegungs- und Lageempfindungen vermittelt, verläuft wohl im N. trigeminus und jene, die vom Kehlkopf aus der gleichen Funktion dient, im N. vagus. Auch hier haben wir mehrere Neurone zu unterscheiden. Die Erregung wird von der Peripherie aus zunächst den Ganglien der genannten Nerven und von da ihren sensiblen Endkernen zugeleitet. Es schließt sich dann an dieses erste, periphere Neuron ein zweites, zentrales an. Es umfaßt die Ganglienzellen der genannten Endkerne und die sich anschließende Bahn, die mit der medialen Schleife (vgl. S. 568) zum Thalamus zieht. Hier beginnt das dritte Neuron, das die Beziehung zur Großhirnrinde herstellt.

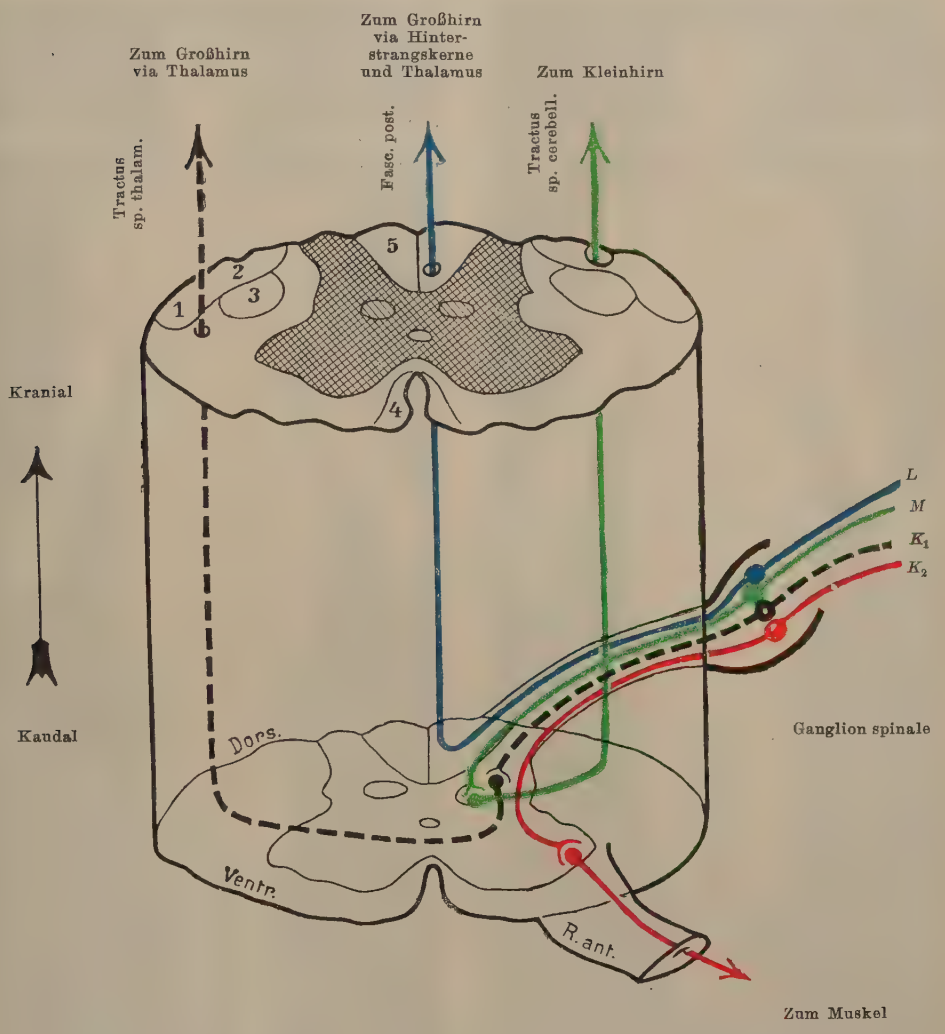
Im Anschluß an die Schilderung aller jener Bahnen, die für die Auslösung all der verschiedenen Empfindungen und insbesondere auch für die Tastempfindungen in Frage kommen, sei einer Erscheinung gedacht, auf die wir bereits einmal bei der Erörterung der Vermittlung von Schmerzempfindungen gestoßen sind (vgl. S. 526). Wir erwähnten damals, daß je nach dem Organ, das Anlaß zur Entstehung von solchen gibt, in der grauen Substanz jenes Segmentes des Rückenmarkes, dem der betreffende, die Erregung zuleitende Nerv angehört, eine Übertragung auf jene spinale Nervenbahn zustande kommt, die zu demselben Segment Beziehungen unterhält[3]). Das hat zur Folge, daß von einer bestimmten Hautfläche aus auf mehr oder weniger geringfügige Reize hin Schmerzempfindungen zur Auslösung kommen. Bei Prüfungen der Sensibilität der Haut bei vorhandenen Störungen auf dem Gebiete des Nervensystems gelangt man je nach deren Sitz zu ganz verschiedenen Ergebnissen. Wir stellen die einzelnen Störungen da-

---

[1]) *W. R. Gowers:* Diagnose der Rückenmarkskrankheiten. 1880; Neurol. Zbl. 5. 97 (1886). — [2]) Entnommen: *Robert Bing:* Kompendium der topischen Gehirn- und Rückenmarksdiagnostik. 6. Aufl. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1925. — [3]) *Head:* Die Sensibilitätstörungen der Haut bei Viszeralerkrankungen (übersetzt von *Seiffer*). Hirschwald, Berlin 1898.

durch fest, daß wir die entsprechenden Reize (Kälte, Wärme, Druck, Stich usw.) anwenden und beobachten, ob entsprechende Empfindungen zustande kommen. Es ergeben sich dabei mannigfaltige Beobachtungen. Es kann die Auslösbarkeit einer Empfindung erleichtert sein, sie kann

Abb. 274.



Die verschiedenen Arten der Hinterwurzelfasern und ihre Fortsetzungen im Rückenmark.
(K_1, K_2 = Kurze, M = mittellange, L = lange Fasern. — 1 = *Gowers*sche, 2 = Kleinhirnseitenstrangbahn, 3 = Pyramidenseitenstrangbahn, 4 = Pyramidenvorderstrangbahn, 5 = Hinterstrang.)

erschwert und schließlich auch ganz aufgehoben sein. Es kommt ferner vor, daß Empfindungen eintreten, jedoch ist ihre Qualität verändert.

Wir wollen den Fall annehmen, daß sich bestimmte Hautstellen als anästhetisch erweisen. Entspricht das Ausfallsgebiet der Ausbreitung eines bestimmten Hautnerven, dann wissen wir, daß die Leitungsbahn in der

Peripherie unterbrochen ist. Es ist die periphere Innervation gestört. Es gibt nun Störungen in der Auslösung von Empfindungen, die Hautanteile betreffen, die in keine Beziehung zum Ausbreitungsgebiet eines peripheren

Abb. 275.

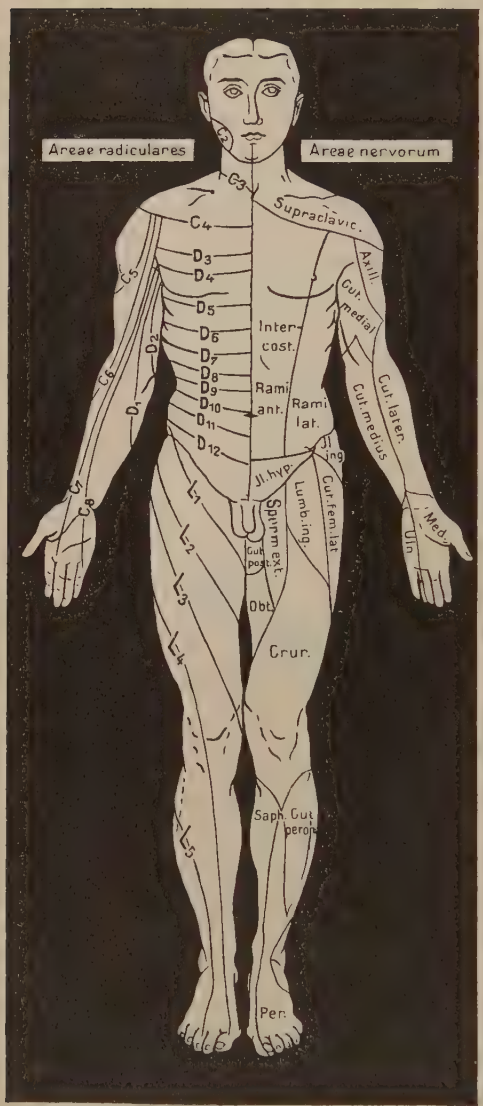
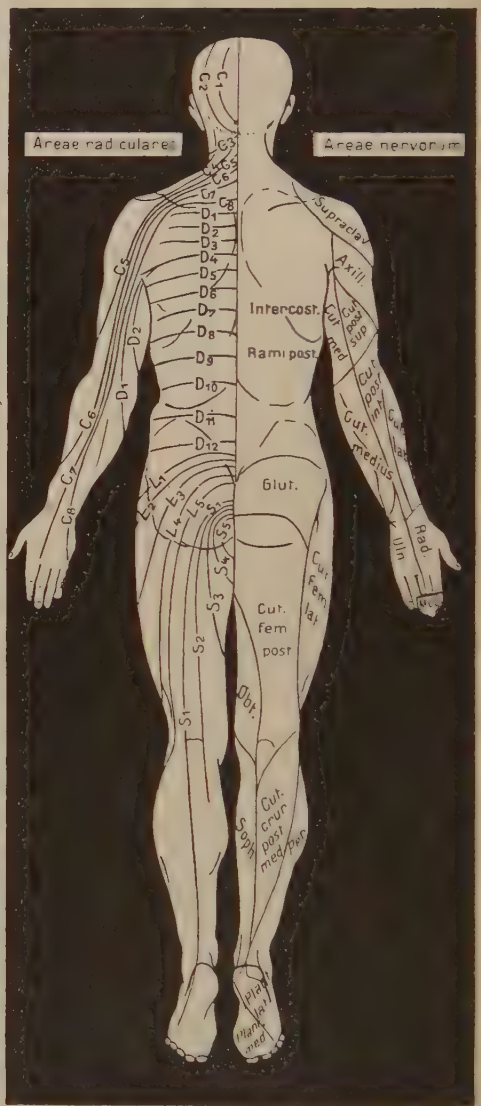


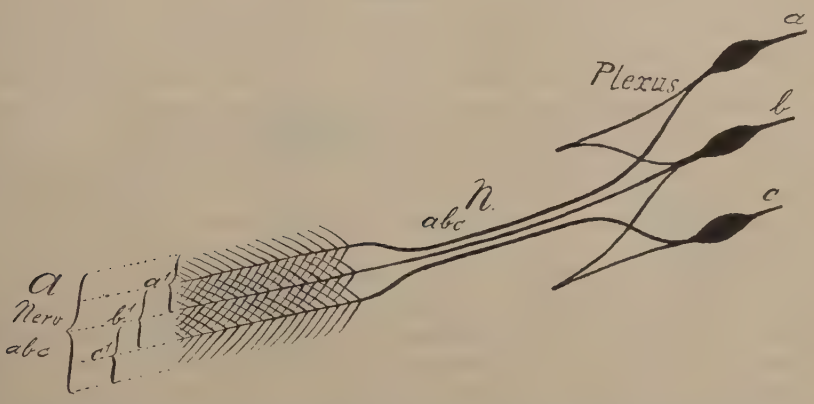
Abb. 276.



Nerven gebracht werden können. Derartige Fälle haben von jeher das Interesse besonders geweckt. Es handelt sich um solche, bei denen eine Veränderung im Gebiete der hinteren Wurzel vorliegt. Dem entsprechend nennt man jene Hautgebiete, die Ausfallserscheinungen zeigen, radiku-

läre Zonen oder Wurzelfelder. Ihr Auftreten erklärt sich, wie folgt. Es entsprechen den einem bestimmten Rückenmarkssegment zugeordneten hinteren Wurzeln ganz bestimmte Hautgebiete (Dermatome)[1]). Die segmentären Hautbezirke verlaufen am Rumpfe mehr oder weniger horizontal und an der oberen und unteren Extremität in Form langgestreckter Felder [vgl. hierzu die Abb. 275 und 276[2]), in denen auf der einen Körperhälfte das Verbreitungsgebiet der peripheren Innervation dargestellt ist, während in die andere die Wurzelfelder eingezeichnet sind]. In Abb. 277[3]) ist die periphere und radikuläre Innervation in Form eines Schemas dargestellt. Wir erkennen, wie von der Peripherie her Nervenbahnen zentralwärts ziehen und im Nervenplexus eine Umlagerung von Bahnen erfolgt. Die Fasern *a, b* und *c* liefern zusammen einen peripheren sensiblen Nerven. Sie entstammen hinteren Wurzeln *a, b* und *c*. *A Nerv. a b c* umfaßt das von dem Nerven *a, b, c* innervierte Hautgebiet. Nehmen wir nun an, daß

Abb. 277.



Schematische Darstellung der radikulären und peripheren Hautinnervation. *a, b, c* = sensible Wurzeln: *N. abc* = peripherer sensibler Nerv, gebildet aus Fasern der Wurzeln *a, b, c*; *A Nerv. abc* = Area cutanea des peripheren Nerven *abc*; a^1, b^1, c^1 = Areae cutaneae radiculares (segmentäre Hautbezirke).

bei *N. a b c* der Nerv durchtrennt sei, dann wird das erwähnte Hautgebiet in seiner vollen Ausdehnung anästhetisch sein. Wenn dagegen eine bestimmte hintere Wurzel, z. B. *a* in Abb. 277 durchtrennt wird, dann liegen die Verhältnisse ganz anders. Die Erfahrung hat gezeigt, daß das der betreffenden Wurzel zugehörige Dermatom nicht die zu erwartende Anästhesie aufweist. Erst dann, wenn zwei benachbarte Wurzeln oder mehrere in ihrer Funktion gestört sind, kommt es zu einer solchen. Es beruht dies darauf, daß die einzelnen Wurzelfelder einander gleichsam dachziegelförmig überdecken. Es ist dies in Abb. 277 kenntlich gemacht. Wir erkennen, wie das Dermatom *a'* Nervenfasern an das über ihm liegende abgibt und selbst solche vom Dermatom *b'* empfängt. Es braucht kaum besonders hervorgehoben zu werden, daß dann, wenn hintere Wurzeln zerstört werden, die

[1]) Vgl. hierzu ihre Feststellung durch Vergiftung der Dorsalfläche des Rückenmarks bei *J. G. Dusser de Barenne:* Folia neurobiol. 5. 342 (1911); 7. 549 (1913). — [2]) Entnommen: *Robert Bing:* Lehrbuch der Nervenkrankheiten. l. c. — [3]) Entnommen: *Emil Villiger:* Gehirn und Rückenmark. 8.—10. Aufl. Wilhelm Engelmann, Leipzig 1922.

Ausfallserscheinungen dieselbe Körperhälfte betreffen, denen diese angehören, und ferner sämtliche Empfindungen betroffen sind, die von der Haut und den tiefer gelegenen Geweben des in Betracht kommenden Gebietes bei funktionstüchtigen hinteren Wurzeln auslösbar waren.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn innerhalb des Rückenmarks Bahnen ausgeschaltet werden. Um die jeweiligen Folgeerscheinungen verstehen zu können, müssen wir uns daran erinnern, daß jene Bahnen, die Schmerz- und Temperaturempfindungen vermitteln, bereits innerhalb des Rückenmarks eine vollständige Kreuzung erfahren, während das für diejenigen, die der Vermittlung von Druck-usw.-Empfindungen dienen, nur teilweise der Fall ist. Endlich haben wir erfahren, daß im wesentlichen auch jene Bahnen, die in Beziehung zu den Lage-, Bewegungs-usw.-Empfindungen stehen, bis zur Medulla oblongata ziehen, ohne daß es zu einer Kreuzung kommt. Man kennt die Folgen der halbseitigen Durchschneidung des Rückenmarks schon lange. Sie waren für die Festlegung des Verlaufes der der Auslösung der einzelnen Empfindungen dienenden Bahnen von größter Bedeutung. Abgesehen von motorischen Störungen, die auf der Seite der ausgeschalteten Bahnen auftreten, und auf die wir später noch zurückkommen, ist auf der gleichen Körperhälfte die Tiefensensibilität (Vermittlung der Lage-, Bewegungs-usw.-Empfindungen) aufgehoben, ferner findet sich vasomotorische Lähmung. Auf der entgegengesetzten Seite gelingt es nicht Temperatur- und Schmerzempfindungen auszulösen. Vgl. hierzu Abb. 278[1]). Man nennt den nach einer halbseitigen Querläsion des Rückenmarkes auftretenden Symptomenkomplex den *Brown-Séquard*schen[2, 3]).

Es sind auch Veränderungen höher gelegener Anteile des Nervensystems bekannt, bei denen Bahnen und Zentren in Mitleidenschaft gezogen waren, die mit der besprochenen Oberflächen- und Tiefensensibilität im Zusammenhang stehen. So können Herde (Blutungen, Tumoren, u. dgl.) in der Medulla oblongata, der Brücke, im Thalamus und im Markweiß des Großhirns zu Störungen in der Auslösbarkeit der entsprechenden Empfindungen führen. Gewöhnlich handelt es sich um ein mehr oder weniger vollständiges Versagen ihrer Auslösbarkeit von jener Körperhälfte aus, die der gestörten Stelle entgegengesetzt ist, sind doch in den genannten Gegenden des Nervensystems alle in Frage kommenden Bahnen auf die andere Seite übergetreten. Ab und zu werden auch isolierte Störungen in der Auslösung der einen oder anderen Empfindungsqualität beobachtet. Es sind Fälle beobachtet, bei denen leichte Berührungen wahrgenommen wurden, jedoch stärkere Druckwirkungen nicht[4]).

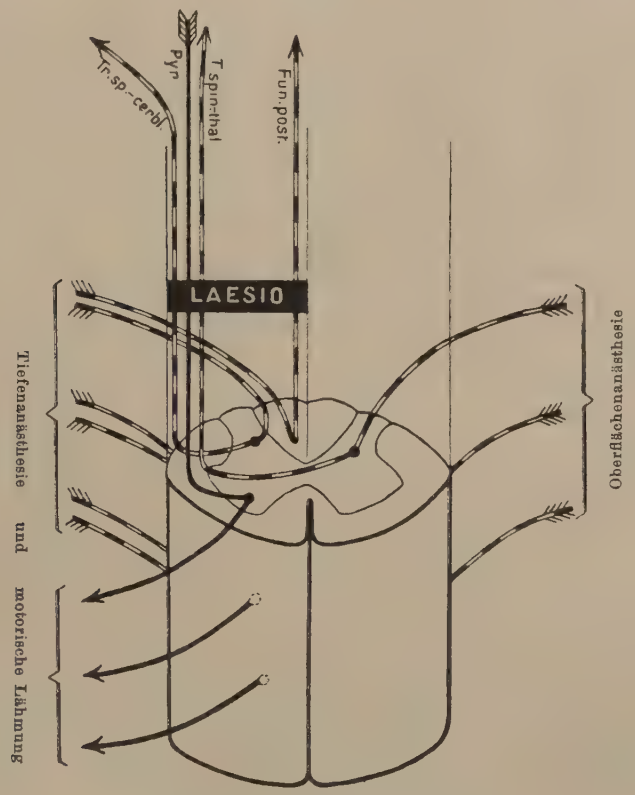
Nach Störungen von Anteilen jener Einrichtungen, die zusammen der Auslösung von Tastempfindungen dienen, ist das Tasten mehr oder weniger stark erschwert bis vollkommen aufgehoben. Man spricht in solchen Fällen von einer Stereoanästhesie. Es gibt nun zweifellos auch Fälle,

---

[1]) Entnommen: *Robert Bing:* Lehrb. der Nervenkrankh. l. c. — [2]) *Brown-Séquard:* J. de physiol. **6**. 124 (1863/65); Arch. de physiol. **1**. 610 (1868); **2**. 236, 693 (1869); 195 (1894). — Vgl. ferner *Karl Petrén:* Skand. Arch. f. Physiol. **13**. 9 (1902); hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — [3]) Auf jener Seite, die der verletzten entspricht, wird häufig eine vorübergehende Oberflächenhyperästhesie beobachtet. Ihr Auftreten ist unaufgeklärt. — [4]) Vgl. *Ad. Strümpell:* Deutsche med. Wochenschr. Nr. 39 (1904).

die in die Gruppe der Agnosien einzurechnen sind, d. h. es ist bei Erhaltensein der Auslösbarkeit der in Frage kommenden Einzelempfindungen die Synthese zum Erkennen des abgetasteten Gegenstandes aufgehoben. Die Störung liegt in diesem Fall auf assoziativem Gebiete und ist durch Veränderungen im Großhirnrindengebiete bedingt[1]). Nur für derartige Fälle, die in reiner Form selten sind, trifft die Bezeichnung Astereognosis zu. Patienten, die eine derartige Störung zeigen, vermögen einen Gegenstand (Schlüssel, Geldstücke usw.), den sie „befühlen" nicht zu erkennen, obwohl

Abb. 278.



Brown-Séquards Symptomenkomplex.

sie die Berührung wahrnehmen und auch Lage- und Bewegungsempfindungen haben. Sobald sie das Objekt sehen, wissen sie sofort, um was es sich handelt.

---

[1]) Vgl. hierzu u. a. *Wernicke:* Gesammelte Aufsätze und kritische Referate zur Pathol. des Nervensystems. Berlin 1893. — *Hoffmann:* Arch. f. klin. Med. **35**. 529 (1884/85); **36**. 130, 398 (1885). — *Claparède:* J. de physiol. et path. gén. 1001 (1899); L'année psychol. **6**. 74 (1900); Revue neurol. **14**. 803 (1906). — *Bonhoeffer:* Deutsches Z. f. Neurol. **26**. 57 (1904). — *Snyders:* Tijdschr. v. Geneesk. **1**. Nr. 23 (1905). — *Raymond* und *Egger:* Rev. neurol. **14**. 371 (1906). — *Kramer:* Monatsschr. f. Psychol. u. Neurol. **19**. 129 (1906). — *Kutner:* Ebenda. **21**. 191 (1907). — *Dejerine:* Revue neurol. **14**. 597 (1906).

Wie wir wiederholt hervorgehoben haben, spielen bei den von oberflächlich in der Haut gelegenen, auf mechanische Reize ansprechenden Sinnesorganen ausgelösten Empfindungen Kombinationen mit solchen, die von anderen Sinneszellen eingeleitet werden, eine große Rolle. Dazu kommen Beziehungen zu Erinnerungbildern mannigfacher Art. Es bilden sich Vorstellungskomplexe aus, die von verschiedenen Seiten aus zur Entwicklung kommen und beim Eintreffen von Erregungen verschiedener Herkunft in Erscheinung treten. Es ist von allergrößtem Interesse, daß, wie schon S. 559 berichtet, namentlich bei den Tastvorstellungen Bewegungsvorstellungen beteiligt sind. In dieser Wechselbeziehung wurzelt offenbar im wesentlichen das Vermögen der Lokalisation. Wir sind schon oft auf die enge Zusammenarbeit von der Sensibilität und der Motilität dienenden Einrichtungen eingegangen. Hier haben wir Beispiele der engen Verknüpftheit von Bewegungsvorstellungskomplexen mit sensorischen Leistungen vor uns.

Aus der großen Zahl von Beobachtungen, die uns einen Einblick in zentral vermittelte Beeinflussungen von Empfindungen und Gefühlen geben, seien einige Beispiele hervorgehoben. Sie geben uns Anhaltspunkte für die Bedeutung des einen oder anderen Vorganges bei der Entwicklung bestimmter Vorstellungen. Ergreifen wir bei geschlossenen Augen z. B. einen Holzstab (Lineal) mit beiden Händen an seinen Enden, und versuchen wir nunmehr ihn durchzubiegen (am besten faßt man den Gegenstand, es kann auch eine Glasplatte sein, so an, daß der Daumen von unten und die übrigen vier Finger von oben angreifen), so entsteht unter Umständen mit sehr großer Lebhaftigkeit der Eindruck, als wäre der Versuch erfolgreich[1]). Zunächst interessiert uns, daß die erwähnte Vorstellung nicht geweckt wird, wenn wir ihn unter sonst genau den gleichen Bedingungen unter Mitwirkung des Lichtsinnes durchführen. Die erwähnte Täuschung kann auf verschiedenem Wege zustande kommen, es scheint jedoch, daß sie nicht peripher — etwa verursacht durch die Deformation der mit dem Gegenstand in Berührung befindlichen Haut, ferner durch Bewegungsvorgänge, Muskelspannungen u. dgl. — bedingt ist, sondern daß der Innervationsantrieb eine ausschlaggebende Bedeutung hat.

Wir haben seinerzeit zahlreiche optische Täuschungen kennen gelernt (vgl. S. 289 ff.) und festgestellt, daß für die Lichtempfindungen der objektive Vorgang der Reizung bestimmter Netzhautelemente nicht ohne weiteres maßgebend ist, vielmehr wirken bei der Ausbildung bestimmter Wahrnehmungen und Vorstellungen noch mancherlei sekundäre Momente mit. Der Versuch, das Zustandekommen von Sinnestäuschungen einer Erklärung zugänglich zu machen, ist ganz besonders geeignet, uns Einblick in die Wechselbeziehung peripherer Vorgänge zu zentralen zu geben. Sie können ferner zugleich vielfach auch zur Aufdeckung des Zusammenwirkens von Bewußtseinsinhalten mit dem Erfolg einer Synthese von bestimmten Vorstellungen dienen, an deren Bildung verschiedene Sinnesorgane beteiligt sind. Wir kennen nun außer der genannten noch zahlreiche Täuschungen, die insbesondere die Tastwahrnehmungen betreffen. Dahin gehört der bekannte Versuch von *Aristoteles*[2]). Legt man zwischen zwei Finger in ihrer

---

[1]) Vgl. *Emil v. Skramlik:* Klin. Wochenschr. **3**. 967 (1924); Z. f. Sinnesphysiol. **56**. 256 (1925). — [2]) *Aristoteles:* Metaphysik. **3**. Kap. 6; Problemata. **35**. 10; De insomniis Kap. II.

normalen Stellung zueinander eine kleine Kugel, und bewegt man diese aktiv hin und her, dann wird man auch bei geschlossenen Augen niemals die Empfindung haben, als wären zwei Kugeln vorhanden. Die Kugel berührt die ulnare Seite des einen und die radiale des anderen Fingers. Kreuzt man nun z. B. Mittel- und Zeigefinger, und bewegt man wiederum eine kleine Kugel zwischen den beiden Fingern, dann tritt zwingend die Wahrnehmung von zwei Kugeln auf. Die Kugel berührt in der genannten Stellung der Finger die ulnare Seite des Mittel- und die radiale des Zeigefingers. Nun liegen die Verhältnisse so, daß, wenn unter gewöhnlichen Umständen, d. h. bei normaler Lage beider Finger zu einander, jene beiden Hautflächen berührt werden, dazu zwei Gegenstände erforderlich sind. Die radiale Seite des Zeigefingers wirkt nie mit der ulnaren des Mittelfingers derselben Hand bei einer Betastung eines Objektes zusammen. Obwohl die Kreuzung der beiden Finger bekannt ist, erfolgt zwangsweise der Eindruck von zwei Gegenständen. Wird umgekehrt bei übereinander geschlagenem Zeige- und Mittelfinger eine von zwei Kugeln mit der radialen Seite des Mittelfingers und die andere mit der ulnaren des Zeigefingers in Berührung gebracht, dann entsteht die Empfindung von nur einer Kugel, und zwar befindet sie sich scheinbar zwischen den beiden Fingern[1]).

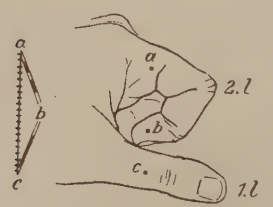
Durch Verlagerung von Tastflächen gegenüber der gewohnten Lage lassen sich auf dem Gebiete der Tastwahrnehmungen in großer Zahl Täuschungen hervorrufen. Hält man z. B. die beiden mittleren Finger parallel zu einander, dann lokalisiert man mit Leichtigkeit Berührungen der beiden Fingerbeeren. Kreuzt man die Finger und berührt dann wieder die gleichen Stellen, so scheinen sie sich in der gleichen Lage, wie zuvor zu befinden[2]), d. h. es wird bei Berührung des zweiten Fingers angegeben, daß der dritte berührt worden sei und umgekehrt. Diese Täuschung kommt nur bei geschlossenen Augen mit Sicherheit zustande. Besonders lehrreich sind Täuschungen über die gegenseitige Lage zweier berührter Hautstellen nach Verstellung der Tastflächen gegeneinander, so daß die relative Lage der beiden Hautpunkte, die berührt werden, zu einander gegen die Norm verändert wird[3]). Ein Beispiel dieser Art von Täuschungen ist das folgende. Man hält die linke Hand mit gestreckten Fingern in einer Frontalebene. Ihre Volarseite ist der Brust zugekehrt. Nunmehr krümmt man den Zeigefinger. Jetzt werden zwei Punkte berührt, von denen der eine sich auf der ersten und der zweite auf der dritten Phalange befindet. Bei geschlossenen Augen entsteht der Eindruck, als ob die Verbindungslinie beider Punkte schräg stünde und zwar so, daß der auf der ersten Phalange befindliche Punkt rechts von dem der dritten steht (vgl. Abb. 279, S. 578)[4]). Die objektive Verbindungslinie steht senkrecht zur Frontalebene. Es wird somit die Lageveränderung des Fingers nur teilweise verwertet. Käme sie überhaupt nicht zur Geltung, dann

[1]) *W. H. Rivers:* Mind. 583 (1894). — *J. R. Ewald:* Z. f. Sinnesphysiol. **44**. 1 (1910). — [2]) *V. Henri:* Über die Raumwahrnehmung des Tastsinnes. Berlin 1898. — Vgl. weitere Täuschungen bei: *J. N. Czermak:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. **15**. 466 (1855). — *M. Ponzo:* Arch. f. d. ges. Psychol. **16**. 307 (1910). — *O. Menderer: Wundt*s psychol. Studien. **4**. 76 (1909). — *Krass:* Arch. f. d. ges. Psychol. **35**. 153 (1916); **37**. 300, 402 (1918). Z. f. Sinnesphysiol. **50**. 252, 273 (1919). — [3]) *Emil v. Skramlik: Pflüger*s Arch. **201**. 250 (1923); Die Naturwissenschaften. **13**. 117, 134 (1925); Z. f. Sinnesphysiol. **56**. 241 (1925). — *R. Kawakami:* Ebenda. **56**. 203 (1925). — *A. Schwab:* Ebenda. **56**. 222 (1925). — [4]) Entnommen: *Emil v. Skramlik: Pflüger*s Arch. **201**. 257 (1923).

müßte die Verbindungslinie beider Punkte frontal stehen, d. h. jene Lage haben, wie sie beim gestreckten Finger vorhanden sein würde. In den Entfernungstäuschungen macht sich der Einfluß der Entfernung zweier Berührungspunkte in der Normalstellung der betreffenden Körperstelle geltend. Die Entfernungsänderung wird nur teilweise oder auch gar nicht verwertet. Ist die Entfernung der beiden berührten Hautpunkte in Normalstellung größer als die objektive Entfernung bei veränderter Stellung, so ist die subjektiv wahrgenommene gleichfalls größer als die letztere. Ist dagegen die „Normalentfernung" jener Punkte kleiner als die objektive, dann scheinen diese näher bei einander zu liegen, als es objektiv der Fall ist.

Bei allen diesen Täuschungen stoßen wir immer wieder auf die Überlegenheit des Sehraumes gegenüber dem Tastraum. Stets verschwinden die eben noch mit größter Bestimmtheit wahrgenommenen Tasttäuschungen, wenn die berührten Hautstellen mit den Augen betrachtet werden. In dieser Hinsicht ist auch die folgende Täuschung interessant. Ritzt man unter einem Vergrößerungsglas Holz mit einer Nadel, dann entsteht der Eindruck großer Weichheit, und zwar verursacht durch den scheinbar tiefen Riß, den jene hervorgebracht hat[1]). Der optische Eindruck beeinflußt den taktilen.

Abb. 279.



++++++ objektive, ▬▬▬ subjektive Lage der Verbindungslinie der berührten Hautpunkte *a* u. *b*.

Erwähnen wollen wir noch, daß eine ganze Reihe von Täuschungen in Zusammenhang mit der Größe der Raumschwellen gebracht werden kann. So erscheint eine gleichmäßige Bewegung über eine Hautfläche an jenen Stellen schneller vor sich zu gehen, an denen die Raumschwellen gegenüber anderen Hautstellen kleiner sind. Fährt man mit zwei Zirkelspitzen über eine Hautfläche mit verschiedenen Raumschwellen, dann entsteht der Eindruck, als würden diese abwechselnd einander genähert und wieder von einander entfernt. Offenbar hängt mit den an verschiedenen Körperstellen verschieden großen Raumschwellen auch der Befund zusammen, daß auf der Hohlhand alle Winkel überschätzt werden. Auf Hautgebieten mit höheren Raumschwellen, wie auf dem Handrücken, dem Unterarm, ist deren Überschätzung geringer, ja es kann sogar eine Unterschätzung erfolgen[2]). Einen Einfluß der Größe der Raumschwellen lassen auch Versuche der folgenden Art erkennen. Es wird die Versuchsperson aufgefordert, anzugeben, welche optische Strecke einer durch simultane Reizung zweier Hautpunkte abgegrenzten Strecke als gleich groß erscheint. Es wurde dabei gefunden, daß auf Hautstellen mit sehr niedriger Raumschwelle abgegrenzte Strecken überschätzt und auf solchen mit hoher Schwelle unterschätzt werden[3]). Durch Übung läßt sich die Größe der Fehlschätzung herabmindern.

---

[1]) *E. Th. Brücke:* Zbl. f. Physiol. **20**. 737 (1907). — Vgl. auch *A. Brückner:* Z. f. Sinnesphysiol. **56**. 318 (1925). — [2]) *E. Gellhorn: Pflügers* Arch. **196**. 311 (1922). — [3]) *Fitt:* Arch. f. d. ges. Psychol. **32**. 420 (1914). — Vgl. auch die Versuche über den Einfluß von Bewegungsempfindungen auf die Größe der Schätzung von durch Berührung mit zwei Spitzen abgegrenzten Hautstrecken bei *E. Gellhorn: Pflügers* Arch. **189**. 215 (1921).

Es können auch Täuschungen von jenen Sinneseinrichtungen ausgehen, die Lage-, Bewegungs-, Widerstands- und Schwereempfindungen vermitteln. Es erscheint ein Gewicht, das von einer Extremität gehalten wird, leichter zu sein, sobald man weitere Muskeln derselben anspannt und zwar solche, die beim Halten des Gewichtes nicht mitwirken[1]). Umgekehrt scheint es schwerer zu werden, wenn man jene Muskeln wieder entspannt. Gleich schwere, jedoch verschieden voluminöse Gewichte erscheinen verschieden schwer, und zwar wird das größere für leichter gehalten. Eine eigenartige Erscheinung ist die folgende. Senkt man ein nicht zu leichtes, mit einer Hand an einem Faden gehaltenes Gewicht, allmählich zu Boden, dann empfindet man in dem Augenblick, in dem es diesen berührt, einen Widerstand[2]). Es ist, als ob man mit einem festen Stabe den Boden berühren würde.

Schließlich wollen wir noch Beobachtungen gedenken, die dringend einer Erweiterung und Wiederholung bedürfen. Es wird nämlich, wie schon S. 546 mitgeteilt, behauptet, daß sich durch Übung Simultanschwellen verkleinern lassen; ferner soll sich diese, was für uns an dieser Stelle das Wesentlichste ist, von einer Körperseite aus auf der anderen in symmetrischer Lage auswirken[3]). Bestätigen sich diese Feststellungen auf breiterer Grundlage, dann würde das bedeuten, daß die Empfindungszentren und die mit ihnen in Verbindung stehenden Erinnerungszentren beider Großhirnhemisphären in Beziehung zu einander stehen.

Das, was wir bis jetzt über die Beziehungen der Hautsinnesorgane, soweit sie der Vermittlung von Berührungs-, Druck- usw. -Empfindungen dienen und jener Sinnesorgane, die in tieferen Geweben eingebettet sind, zu zentralen Stellen, die der Großhirnrinde (hintere Zentralwindung und angrenzende Anteile des Parietallappens) angehören, mitgeteilt haben, betrifft die Auslösung bestimmter Empfindungen und Gefühle. Nun haben wir erfahren, daß ein Anteil jener Nervenbahnen, die von den genannten Sinnesorganen aus Erregungen zentralwärts leiten, Beziehungen zum Kleinhirn aufnehmen. Es sei an die S. 569 ff. erwähnten Tractus spino-cerebellares erinnert. Weder beim Temperatur- noch beim Schmerzsinn kennen wir Bahnanteile, die zum Cerebellum ziehen. Die Bedeutung der Verknüpfung jener Bahnen, die insbesondere ihren Ausgangspunkt von Sinnesorganen der Skelettmuskeln, Sehnen und Faszien nehmen, mit Zellen des Wurmes des Kleinhirnes ist erst allmählich an Hand von Tierversuchen und vor allem auch aus der Beobachtung bestimmter Störungen beim Menschen erschlossen worden. Nach Durchtrennung der Kleinhirnseitenstrangbahnen zeigen Hunde ein ganz charakteristisches Verhalten. Einerseits sind die Gemeinschaftsbewegungen, d. h. jene allgemeineren Muskelaktionen, die beim Gehen und Stehen in Frage kommen — im Gegensatz zu Einzelbewegungen, wie z. B. Festhalten eines Knochens mit einer Pfote beim Fressen — gestört und andererseits zeigt sich eine Herabsetzung des Muskeltonus[4]). Die gleichen Ausfallserscheinungen lassen sich auch durch Zerstörung jener

[1]) *Charpentier:* Arch. de physiol. **4**. (5). 122 (1891). — [2]) *A. Goldscheider* und *A. Blecher:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 536 (1893). — [3]) *A. W. Volkmann:* Berichte d. math.-naturwiss. Kl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. zu Leipzig. **10**. 38 (1858). — [4]) *Rob. Bing:* Arch. f. (Anat. u.) Physiologie. 250 (1906); Die Bedeutung der spinocerebellaren Systeme. Bergmann, Wiesbaden 1907. Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 250 (1906). — Vgl. auch *O. Marburg:* A. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 457 (1904).

Anteile des Kleinhirnes hervorrufen, an denen die Kleinhirnseitenstrangbahnen ihr Ende finden. Mit dieser Feststellung war ein Befund von der allergrößten Bedeutung erhoben. Da nach Ausschaltung bestimmter, zentripetal leitender Bahnen Störungen auftreten, welche die Muskulatur betreffen, so ist sichergestellt, daß durch jene Nervenfasern, die von den oben genannten Sinnesorganen aus zentralwärts ziehen und den beschriebenen Weg einschlagen, Erregungen übertragen werden, die sich in der Muskeltätigkeit in zweifacher Weise auswirken. Einmal wird durch fein abgestufte Impulse der Muskeltonus auf einer bestimmten Höhe gehalten, und dann erfolgt weiterhin eine Regulation der Gemeinschaftsbewegungen, und zwar von den beteiligten Geweben selbst aus. Wir haben hier ein besonders schönes Beispiel einer Selbststeuerung vor uns. Sensible und motorische Einrichtungen stellen eine Einheit dar. Es sei hier noch der interessanten Beobachtung gedacht, daß die nach erfolgter Durchschneidung der Kleinhirnseitenstrangbahn auftretenden Störungen nach einiger Zeit zurückgehen. Offenbar werden die in Frage kommenden Funktionen von anderen Bahnen und Zentren übernommen. Von größtem Interesse ist ferner, daß die Entwicklung der Kleinhirnseitenstrangbahnen in der Tierreihe mit steigenden Ansprüchen an die Erhaltung des Gleichgewichtes zunimmt[1]). Die Masse des Corpus restiforme gibt uns die sichtbare Auskunft über die Anlage der genannten Faserzüge, ziehen diese doch durch jenes in das Kleinhirn ein. Es ist beim Menschen am stärksten entwickelt. Sehr gut entwickelt ist die Kleinhirnseitenstrangbahn auch beim Känguruh, dessen aufrechtes Hüpfen hohe Anforderungen an die Regulation der Bewegungen stellt.

Die erwähnte Störung der Gemeinschaftsbewegungen ist eine ganz charakteristische. Man spricht von einer Ataxie und bringt damit das Ungeordnete, das Fehlen der Koordination der Bewegungen, zum Ausdruck. Wir kennen ataktische Störungen auch beim Menschen. Sie können auf einzelne Glieder beschränkt oder aber ausgedehntere sein. Patienten, welche die erwähnte Störung aufweisen, zeigen Unsicherheit beim Stehen und vor allem beim Gehen. Die Bewegung des „Ataktischen" ist schwankend, unruhig, bald geht er schneller, bald langsamer, als er beabsichtigt. Er verfehlt das Ziel, dem er zustreben will. Er kann die Richtung nicht einhalten. Es ist auch kein ruhiges Stehen möglich, sofern Muskeln betroffen sind, die bei diesem mitwirken. Der Patient lernt mit der Zeit die Unsicherheit der Bewegungen dadurch ganz wesentlich herabzumindern, daß er diese mit den Augen genau kontrolliert. Wird das verhindert, dann kommen die schweren Störungen wieder zum Vorschein. Es sei gleich hervorgehoben, daß die Ataxie einen Symptomenkomplex darstellt, der von verschiedenen Stellen aus verursacht sein kann. Es ist dies ganz selbstverständlich, kann doch jeder Vorgang, der einem Reflexe entspricht, von allen Stellen der gesamten, ihm dienenden Einrichtungen aus eine Unterbrechung erleiden. Durchtrennung der hinteren Wurzeln bzw. Veränderungen innerhalb derselben führt zur gleichen Störung der Regulation der Gemeinschaftsbewegungen, wie die Zerstörung der Tractus cerebellares, treten doch durch sie auch jene Bahnen in das Rückenmark ein, die in der Kleinhhirnseitenstrangbahn

---

[1]) *H. F. Grünwald:* Arbeiten aus dem neurol. Institut der Wiener Universität. **10**. 368 (1903).

ihre Fortsetzung finden[1]). Es gibt weiterhin, wie schon erwähnt, Fälle von Ataxie, bei denen der Sitz der Veränderung im Kleinhirn selbst gelegen ist[2,3]). Man spricht von einer radikulären, spinalen und zerebellaren Ataxie. Von diesen Fällen sind jene zu scheiden, bei denen der Sitz der Störung zerebral liegt. Ferner werden wir noch eine vestibulare Ataxie kennen lernen. Sie findet sich bei Störungen im Gebiete des Labyrinthes.

Betrachten wir die Folgen, die dann eintreten, wenn das Zusammenspiel von peripherer Reizauslösung, das jede Muskelaktion begleitet, und von Erregungsleitung und Übertragung auf die zugehörige motorische Bahn unterbleibt, dann ergeben sich mancherlei Beobachtungen, die uns tiefe Einblicke in die Art und Weise, wie die so fein abgestufte Koordination der Bewegungen zustande kommt, gestatten. Unter normalen Verhältnissen enthüllen sich die vorhandenen Mechanismen nicht. Sie greifen ohne unser Zutun reibungslos ineinander ein[4]) und gestatten uns zu stehen, zu gehen, zu springen, Hindernisse zu überwinden, ohne daß uns die etwa dabei auftretenden Störungen des Gleichgewichtes Schaden bringen. Sie werden einreguliert. Von besonderem Interesse ist der folgende Fall[5]): Ein Mann verlor durch einen Stich ins Rückenmark die Möglichkeit der Auslösung aller Empfindungsqualitäten von der Hand, dem Vorderarm und einem Teil des Oberarmes der rechten Körperseite aus fast vollständig. Als Folge dieser ausgedehnten Anästhesie ergab sich eine ganz ausgesprochene Ataxie der rechten oberen Extremität. Es war dem Patienten unmöglich, eine geforderte Bewegung innerhalb des Rahmens des Auftrages auszuführen, z. B. den Arm bis zu einer bestimmten Stelle zu senken oder zu heben usw. Auch konnte er den Arm nicht in einer bestimmten Stellung fixieren. Ferner vermochte der Patient keine gleichmäßigen Bewegungen auszuführen, ferner nicht einen Finger einzeln oder mehrere Finger in vorgeschriebener Reihenfolge nacheinander zu bewegen. Ganz besonders stark gestört war die koordinierte Zusammenarbeit mehrerer Muskeln, d. h. es konnten keine komplizierten Bewegungen durchgeführt werden.

Man kann übrigens ataktische Störungen vorübergehender Art auch durch Anästhesierung von Körperteilen herbeiführen[6]). Selbst eine so einfache Bewegung, wie das Beugen und Strecken eines Fingers im ersten Interphalangealgelenk erwies sich nach Anästhesierung als gestört. Es konnten keine ruhigen, stetigen Bewegungen ausgeführt werden. Unter der Kontrolle der Augen fielen sie besser aus.

Ein besonders reichliches Material zum Studium der Erscheinungen der Ataxie liefert die Tabes, bei der exogene sensible Bahnen betroffen

---

[1]) *H. E. Hering*: Arch. f. exp. Path. u. Pharm. **38**. 266 (1897); *Pflüger*s Arch. **54**. 614 (1893); **70**. 559 (1898); Neurol. Zbl. **16**. 1077 (1897). — *H. Munk:* Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wissensch., Berlin. **48** (1903). — *Trendelenburg:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1 (1906). — [2]) Vgl. hierzu auch die Ergebnisse von Tierversuchen: *L. Luciani: M. Lewandowski:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 129 (1903); Zbl. f. Physiol. **15**. 225 (1903). — *H. Munk:* Sitzungsber. preuß. Akad. d. Wissensch. **22**. 443 (1906). — [3]) Vgl. u. a. *F. Schultze: Virchow*s Arch. **108**. 331 (1887). — *M. Arndt:* Arch. f. Psychiatrie. **26**. 404 (1894). — Mem. publ. del r. instit. d. stud. sup. in Firenze, sez. di med. e chir. Firenze 1884; 1891; Riv. sperim. di frenet. **21**. 1 (1895); Ergebnisse d. Physiol. *(Asher-Spiro)*. **3**. (2). 259 (1904). — *A. Thomas:* Le cervelet. Étude anat., clinique et physiol. Paris 1897. — *C. v. Monakow:* Gehirnpathologie. 2. Aufl. Hölder, Wien 1905. — *G. Anton:* Jahrb. f. Psychiatrie. 1900. — [4]) Vgl. hierzu auch *Ch. Bell:* Physiol. u. pathol. Untersuchungen des Nervensystems (übersetzt von *Romberg*). 185. 1832. — [5]) *Ad. Strümpell:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **23**. 1 (1902). — [6]) *A. Goldscheider:* Gesammelte Abhandl. **2**. l. c. S. 551, Zitat 2.

sind, wobei es für die Folgen gleichgültig ist, ob es sich um eine Veränderung in den hinteren Wurzeln handelt oder aber um den Anteil jener Bahnen, der das Rückenmark bereits betreten hat[1]). Vielfach findet sich bei der genannten Erkrankung neben der Ataxie auch Hypotonie, d. h. Herabsetzung des Muskeltonus. Die Störung der Koordination von Bewegungen ist durchaus nicht nur auf die Rumpf- und Gliedmaßenmuskulatur beschränkt, vielmehr können auch Gesichtsmuskeln, ferner solche des Kehlkopfes und der Augen betroffen sein.

Ganz besonders ausgesprochen sind die ataktischen Bewegungsstörungen, wenn das Kleinhirn Sitz der Unterbrechung des Zusammenwirkens von Sensibilität und Motilität in dem oben genannten Sinne ist. Allerdings beobachtet man auch Fälle von angeborenem Fehlen des Cerebellums, ohne daß Ataxie besteht[2]). Offenbar ist es bei diesen zu einer anderweitigen Regelung der Koordination gekommen. Bei der zerebellaren Ataxie fällt vor allem die Störung der aufrechten Haltung und des aufrechten Ganges auf. Bei schweren Fällen ist das Stehen unmöglich. Bei leichteren wird die Unterstützungsfläche durch Auseinanderstellen der Beine mehr oder weniger groß gewählt. Auf einem Bein ist das Halten des Gleichgewichtes auch in den leichten Fällen nicht möglich. Beim Gehen findet mehr oder weniger starkes Schwanken nach der einen oder anderen Seite oder nach beiden statt. Der Gang ähnelt dem eines Betrunkenen. Auffallend ist die oft recht geringe Störung bei der Ausführung von Einzelbewegungen. Es erinnert diese Erscheinung an die S. 579 erwähnten Beobachtungen an Tieren. Wir wollen an dieser Stelle nicht auf weitere Erscheinungen eingehen, die im Gefolge von Kleinhirnerkrankungen auftreten. Das Kleinhirn unterhält mannigfache Beziehungen. Es empfängt Bahnen und sendet solche aus. Erst, wenn wir diese kennen gelernt haben, werden wir den Versuch unternehmen können, die Funktionen des Cerebellums abzugrenzen. Mit einer seiner wesentlichsten Aufgaben haben wir uns im Vorliegenden vertraut gemacht. Es nimmt Erregungen, die von Muskeln, Sehnen. Faszien ausgehen, und die in ihrer Intensität von dem Spannungszustand der genannten Gewebe abhängig sind, entgegen und leitet sie auf motorische Bahnen über. In dieser Funktion enthüllt sich die große Bedeutung des genannten Hirnteiles für das statische und dynamische Gleichgewicht des Körpers, das ja ganz von der Koordination der jeweilen in Betracht kommenden Muskulatur abhängig ist.

Kurz erwähnt sei noch, daß es auch dann zu einer Ataxie kommen kann, wenn die Zuleitung von Erregungen, die von den genannten Sinnesorganen der Muskeln usw. und auch der Haut ausgehen, zu den motorischen Rindenfeldern gestört ist. Man spricht in diesem Falle von einer zerebralen Ataxie. Bedingt ist sie zumeist durch Tumoren. Sie ist in der Regel auf eine Körperhälfte und je nach dem Sitz der Veränderung vielfach auf nur einzelne Körperteile beschränkt. Die Unterbrechung der sensiblen Zuleitungsbahn kann im Hirnstamm (von der Schleifenkreuzung bis zum Beginn des Thalamus), im Thalamus, in der inneren Kapsel und in der Rinde selbst erfolgen.

Wir wollen zum Schlusse noch des Umstandes gedenken, daß der Ausfall einer sensiblen Bahn Folgen haben kann, die in ihren Auswirkun-

[1]) *Leyden: Virchows* Arch. 47. 321 (1869). — *A. Goldscheider:* Neurol. Zentralbl. Nr. 338 (1906). — [2]) *G. Anton:* Wiener klin. Wschr. Nr. 49. (1903).

gen denen einer Lähmung infolge der Unterbrechung einer motorischen Bahn gleich kommen. Wird z. B. der N. infraorbitalis auf beiden Seiten durchschnitten, dann vermögen Tiere, welche die von diesem innervierte Oberlippe beim Fressen zum Ergreifen von Nahrung gebrauchen, das Futter nicht mehr in der gewohnten Weise zu erfassen [1]). Die Oberlippe ist unbeweglich. Es erfolgen von ihr aus keine Nachrichten. Reize, die sie treffen, werden nicht zentripetal geleitet. Infolgedessen fehlen die Impulse für die Muskulatur, welche die Oberlippe bewegt. Es ist ein Fall der folgenden Art beschrieben worden. Eine Frau, deren eine Hand anästhetisch war, war außerstande mit dieser einen Teller durch ein finsteres Zimmer zu tragen. Sobald sie die Haltung der Hand nicht mehr mit den Augen zu kontrollieren vermochte, hatte sie keine Kenntnis mehr von der Lage der Finger. Ein weiteres Beispiel für das Zusammenwirken der sensorischen und motorischen Funktionen bietet das Fixieren eines vor die Augen gehaltenen Fingers. Wir sind geneigt, anzunehmen, daß eine rein willkürliche Einstellung der beiden Bulbi vor sich geht. In Wirklichkeit spielt dabei die von der Netzhaut aus zentral verlaufende Erregung eine bedeutsame Rolle. Schließen wir die Augenlider, und versuchen wir nunmehr durch eine entsprechende Konvergenzstellung der beiden Augen den vorgehaltenen Finger zu fixieren, dann lehren uns die Doppelbilder, die wir beim Öffnen der Augenlider von ihm erblicken, daß die Einstellung der Bulbi eine unvollkommene war. So stoßen wir fortwährend auf Erscheinungen, die uns die unmittelbare Abhängigkeit motorischer Leistungen von entsprechenden Impulsen, die über sensorische Zentren erfolgen — möge nun die Umstellung von auf sensiblen Bahnen anlangenden Erregungen auf die motorische Bahn bereits im Rückenmark oder in höheren Anteilen des Zentralnervensystems erfolgen — aufweisen. Diese Beziehungen kommen dann besonders klar zum Vorschein, wenn sie infolge von an irgend einer Stelle des in Frage kommenden Systems befindlichen Störungen unterbrochen sind.

[1]) *F. Pineles:* Zbl. f. Physiol. **4**. 741 (1891); *Pflüger*s Arch. **48**. 17 (1891). — Vgl. auch *S. Exner:* Zbl. f. Physiol. **3**. 115 (1889); *Pflüger*s Arch. **48**. 592 (1891).

Vorlesung 23.

Bau und Funktionen der im Labyrinth eingeschlossenen Sinnesorgane.

Von den Cristae staticae aus eingeleitete Vorgänge. Das Schwindelgefühl.

Wir haben nun eine ganze Reihe von Sinnesorganen kennen gelernt, die der Vermittlung bestimmter Empfindungen und Gefühle dienen. Wir haben erkannt, daß neben Einzelempfindungen solche, bei denen eine Mehrheit von solchen zusammenfließen in Verbindung mit mannigfaltigem Zusammenklingen von bereits vorhandenen Bewußtseinsinhalten zu Wahrnehmungen und Vorstellungen führen, die für unser ganzes Innenleben von der allergrößten Bedeutung sind. Zugleich vermitteln die meisten der genannten Sinnesorgane die Beziehungen unseres Organismus zur Außenwelt. Nicht in allen Fällen sind solche gegeben. Wir haben erfahren, daß z. B. die Empfindung bzw. das Gefühl des Schmerzes in keinen Zusammenhang mit Vorgängen in der Außenwelt gebracht wird. Beim Drucksinn und noch mehr bei jenen Sinnesorganen, die in tiefere Gewebe (Muskeln, Sehnen usw.) eingelagert sind, begegneten wir exterozeptiven und propriozeptiven Reizen. Schließlich haben wir in jenem System, das sich in den Tractus spinocerebellares aus den übrigen Nervenbahnen heraushebt, eine Verknüpfung von insbesondere in den Muskeln, Sehnen und Faszien gelegenen Sinnesorganen mit dem Wurm des Kleinhirnes kennen gelernt, die ihren funktionellen Ausdruck in der Regelung der koordinierten Tätigkeit von Skelettmuskeln findet. Mit dieser Feststellung sind wir einer Organisation im Gebiete der Sinnesorgane begegnet, die fortlaufend in Tätigkeit ist und zwar zumeist, ohne daß Empfindungen und willkürlich beeinflußte Bewegungsvorgänge zur Auslösung kommen; vielmehr werden Stehen und Gehen unausgesetzt durch die innige Zusammenarbeit von sensorischen und motorischen Leistungen in Gestalt von Reflexvorgängen überwacht.

Es ergibt sich die wichtige Frage, ob Beobachtungen vorliegen, die zu der Annahme weiterer Sinnesorgane zwingen. Sie ist lange Zeit hindurch verneint worden. Die Überzeugung, alle in Frage kommenden Sinnesorganisationen zu kennen, war so gefestigt, daß Beobachtungen hochbedeutsamer Art, die diese Annahme hätten erschüttern müssen, durch mehrere Jahre hindurch in ihrem Werte nicht erkannt wurden. Es war *Flourens*[1]), der im Jahre 1824 bei einer Taube die beiden horizontalen

[1]) *M. J. P. Flourens:* Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vértébrés. 2. Aufl. 438. Paris 1842; C. r. de l'acad. des sciences. 52. 643 (1861). — Vgl. auch *C. E. Brown-Séquard:* Course of lectures on the physiology and pathol. of the central nervous system. Vorlesung 12. 187. Philadelphia 1860.

Bogengänge durchschnitt und damit das Fundament für Forschungen legte, die bis in die heutige Zeit hinein zu wertvollsten Befunden führten. Zunächst bemerkte *Flourens*, daß das Hörvermögen der operierten Tiere nicht verloren gegangen war. Ihn fesselte darüber hinaus die Beobachtung, daß diese horizontale Kopfbewegungen und Umdrehungen um sich selbst aufwiesen. Betraf die Verletzung die Canales verticales anteriores, dann stellten sich vertikale Kopfbewegungen ein; ferner überschlugen sich die Tiere nach vorn. Wurde die Operation endlich an den Canales verticales posteriores ausgeführt, dann waren die Kopfbewegungen die gleichen, wie im eben geschilderten Fall, jedoch fand ein Überschlagen der Tiere nach hinten statt. *Flourens* entging es ferner nicht, daß nach erfolgter Verletzung der Bogengänge heftige Augenbewegungen auftraten. Wir erinnern uns, daß wir der Beziehungen des Labyrinthes zu diesen bereits eingehend gedacht haben (vgl. S. 275 ff.).

Noch einmal wurde die Aufmerksamkeit auf das Labyrinth als einem Organ gelenkt, dem besondere Funktionen eigen sind, als *Ménière*[1]) eine eigenartige Ohrenerkrankung verbunden mit Ohrensausen und Schwindelanfällen beschrieb und zugleich mitteilte, daß Blutungen in den Bogengängen die Ursache dieses Symptomenkomplexes bildeten. Allein auch diese Beobachtung vermochte das Interesse für jenes eigenartig gebaute Organ, das die halbbogenförmigen Kanäle und anschließend den Utriculus und Sacculus umfaßt, nicht zu erwecken; offenbar deshalb nicht, weil einerseits festzustehen schien, daß das Labyrinth mit seinen besonderen Einrichtungen einen Teil des Hörapparates darstellt, und andererseits die in ihm vorhandenen Sinnesapparate ihre Funktionen nicht ohne weiteres erkennen lassen. Es bedarf besonderer Methoden und Versuchsanordnungen, um sie kenntlich zu machen. Erst verhältnismäßig spät wurden die Forschungen *Flourens* wieder aufgenommen, ausgebaut und in ihren bedeutungsvollen Ergebnissen anerkannt[2]).

Getreu unserem Bestreben, Beobachtungen, die am Menschen gemacht sind, in den Vordergrund unserer Darlegungen zu stellen, wollen wir auch an dieser Stelle von an ihm erhobenen Befunden ausgehen. Setzt man jemanden auf ein um seine Vertikalachse drehbares Gestell, und setzt man dieses in Bewegung, während die Versuchsperson die Augen geschlossen hält, so vermag sie jede Winkelbeschleunigung wahrzunehmen, und zwar sowohl nach ihrer Größe als auch nach ihrer Richtung. Wird die Drehung unterbrochen, dann entsteht die Empfindung einer Gegendrehung. Erfolgt nach einigen nicht zu langsamen Umdrehungen das Anhalten plötzlich, dann hält der Eindruck der Gegendrehung längere Zeit an. Es kann ferner zu Erscheinungen des Schwindels kommen. Von grundlegender Bedeutung ist nun die Beobachtung, daß die Achse, um welche die erwähnte scheinbare Gegendrehung erfolgt, durch Einnahme einer

---

[1]) *Ménière:* Bull. de l'acad. impér. de méd. **26**. 241 (1860/61). — [2]) *F. Goltz: Pflügers* Arch. **3**. 172 (1870). — *J. Breuer:* Wiener med. Jahrb. 72 (1874); 87 (1875); *Pflügers* Arch. **44**. 135 (1889); **48**. 195 (1891); Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-naturw. Kl. **112**. (3). 315 (1903). — *Ewald:* Untersuchungen über das Endorgan des N. VIII. Bergmann, Wiesbaden 1892. — *Crum A. Brown:* J. of anat. and physiol. 8. 327 (1874). — *E. Mach:* Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875.

anderen Stellung des Kopfes zum Körper eine Veränderung erfährt[1]). Erreicht die Winkelgeschwindigkeit, mit der man eine Versuchsperson in drehender Bewegung hält, eine konstante Größe, dann nimmt diese sie nicht mehr wahr (Adaptation)[2]). Jede Vermehrung oder Verminderung der Umdrehungsgeschwindigkeit macht sich wieder bemerkbar. Die eben erwähnte Beobachtung, wonach die Versuchsperson bei gleichbleibender Winkelgeschwindigkeit die Bewegung nicht gewahr wird — es ist immer vorausgesetzt, daß sie die Augen nicht verwenden kann —, trifft nur unter bestimmten Bedingungen zu. Sie muß den Kopf in unveränderter Stellung belassen. Sobald sie diese ändert, dann erkennt sie, daß sie sich in Bewegung befindet, jedoch nur vorübergehend, denn bald ist bei beibehaltener Lage des Kopfes wieder jede Empfindung für eine solche geschwunden. Es unterliegt nun keinem Zweifel, daß der Drucksinn der Haut und unter Umständen auch Sinnesorgane der tieferen Gewebe bei der Vermittlung von Empfindungen, die durch die erwähnte Bewegung ausgelöst werden, mitwirken. Wir haben der großen Bedeutung dieser letzteren Sinnesorgane für die Regulation von Muskelaktionen, die in fein abgestufter Weise bei der Erhaltung des Gleichgewichtes beim Stehen und bei Bewegungen mitwirken, bereits eingehend gedacht. Es unterliegt keinem Zweifel, daß vielfach von verschiedenartigen Reizaufnahmestellen aus Erregungen zentralwärts laufen, die bald mit, bald ohne Auslösung von Empfindungen zu motorischen Reaktionen führen, von denen aus bald Lage und Bewegung einzelner Körperteile und insbesondere der Gliedmaßen, bald jene des ganzen Körpers beeinflußt werden![3]). Zeigt nun schon der oben erwähnte Versuch über den Einfluß der Stellungsänderung des Kopfes auf die Wahrnehmung einer gleichförmigen Winkelgeschwindigkeit und auf die Stellung der Achse, um welche die scheinbare Gegenbewegung nach erfolgtem Aufhören der Drehbewegung erfolgt, daß die in Betracht kommenden Sinnesorgane der Haut und der tieferen Gewebe auf keinen Fall allein für die Lage- und Bewegungsempfindung in Frage kommen können, so führt ferner die Beobachtung, daß auch dann noch eine Orientierung möglich ist, wenn durch Untertauchen unter Wasser die Schwerkraftwirkung in Wegfall kommt[4]), zu der gleichen Folgerung. In dieser Hinsicht sind auch Feststellungen von größtem Interesse, die an taubstummen Personen gemacht worden sind[5]). Ein Teil der in ihrem Verhalten beim Tauchen unter Wasser geprüften Taubstummen erwies sich als im höchsten Maße desorientiert. Ein anderer Teil verhielt sich dagegen wie Personen mit normalem Hörvermögen. Es sei vorweggenommen, daß jene Taubstumme, die unter Wasser die Orientierung verlieren, neben Veränderungen im Schallsinnesorgan auch solche im Labyrinth aufweisen, während bei jenen, die unter Wasser über ihre Lage unterrichtet bleiben, nur das erstere gestört ist. Taubstumme der ersteren Art zeigen übrigens außerhalb des Wassers eine gute Lageempfindung. Sie wurde mit Hilfe des schon S. 553 geschilderten Versuches mit dem Neigungsstuhl festgestellt.

---

[1]) Vgl. hierzu *E. Mach:* l. c. S. 585. — Vgl. auch *J. Purkinje:* Med. Jahrb. **6**. 79 (1820). — *E. Wodak* und *M. H. Fischer:* Monatsschr. f. Ohrenheilk. **58**. 1 (1924). — [2]) Vgl. hierzu *Warrer:* Psychol. review. **2**. 273 (1895). — *Cemach* und *Kestenbaum:* Monatsschr. f. Ohrenheilk. **57**. 137 (1923). — [3]) Vgl. hierzu auch *Erich Backhaus:* Z. f. Biol. **70**. 65 (1919). — [4]) *Stigler: Pflügers* Arch. **148**. 573 (1912). — [5]) *James:* Americ. j. of otol. **4** (1882).

Vermittelt wird in diesen Fällen die Empfindung der Lage vom Drucksinn und der Tiefensensibilität.

Es sei noch erwähnt, daß bei Drehbewegungen, und zwar auch bei solchen mit konstanter Winkelgeschwindigkeit eine Vertikale schräg erscheint, und zwar kommt im Grade der Schrägheit die Resultante von Schwerkraft und Zentrifugalkraft zum Ausdruck[1]). Diese Erscheinung beruht auf einer reflektorisch herbeigeführten Raddrehung der Augen. Bei manchen Taubstummen fehlt sie[2]), d. h. bei diesen erhalten die Augenmuskeln vom Labyrinth aus keine entsprechenden Impulse. Endlich zeigen solche Taubstumme auch keinen Drehschwindel[3]). Nun bemerkt man, daß bei Tieren, bei denen man das Labyrinth zerstört hat, jene Augenbewegungen auch fehlen. Andererseits lassen sich solche durch Reizung des funktionstüchtigen Labyrinthes hervorrufen[4]). Es sei in diesem Zusammenhang auch an den S. 276 erörterten kalorischen Nystagmus und an die bei querer Durchströmung des Kopfes mit dem konstanten Strom auftretenden Erscheinungen erinnert. Im letzteren Falle tritt eine Scheinbewegung auf. Die Folge ist eine Reaktionsbewegung[5]) in der entgegengesetzten Richtung[1]), und zwar neigt die aufrecht stehende Versuchsperson beim Schließen des Stromes Kopf und Rumpf nach der Seite der Anode und beim Öffnen nach der Kathodenseite. Die subjektiven Erscheinungen können bis zum Gefühl des Schwindels — galvanischer Schwindel[6]) — gesteigert sein.

Kehren wir nun zurück zu jener scheinbaren Gegendrehung, die zur Wahrnehmung kommt, wenn eine Drehbewegung aufhört. Halten wir die Augen offen, dann scheinen sich die Gegenstände der Umgebung in der Regel im entgegengesetzten Sinne, wie bei der Drehung zu bewegen. Diese Scheinbewegung kommt offenbar dadurch zustande, daß sich das bei der langsamen Bewegung des Auges aufgenommene optische Bild auf dem Augenhintergrund im Sinne der langsamen Komponente des Augennystagmus bewegt. Es bedingt dies bei der Projektion des Bildes nach außen eine Scheinbewegung in entgegengesetztem Sinne[7]). Sind die Drehempfindungen lebhaft, dann werden Reaktionsbewegungen gegen das vorhandene Schwindelgefühl ausgelöst.

Die geschilderten Beobachtungen führen zu dem Ergebnis, daß bei bestimmten Geschehnissen im Organismus Stellen eingreifen und Erregungen aussenden, die wir bisher nur flüchtig im Anschluß an die Erörterung der Beziehungen des Labyrinthes zu den Augenbewegungen kennen gelernt haben (vgl. S. 273 ff.). Die bisher mitgeteilten Befunde genügen durch-

[1]) *E. Mach:* l. c. 8. 585. — [2]) *A. Kreidl: Pflügers* Arch. **51**. 119 (1892). — *Frey* und *Hammerschlag*: Z. f. Ohrenheilkunde **48**. 331 (1904). — [3]) Vgl. hierzu auch *Joseph Pollak: Pflügers* Arch. **54**. 188 (1893). — [4]) *Breuer:* Wiener med. Jahrb. 72 (1874); 87 (1875). — *Ewald:* l. c. S. 585. — *J. Kubo: Pflügers* Archiv **114**. 143 (1906); **115**. 457 (1906). — *M. Bartels:* Arch. f. Ophthalm. **76**. 1 (1910); Klin. Monatsbl. f. Augenheilkde. **50**. 187 (1912). — *K. Beck:* Z. f. Sinnesphysiol. **46**. 135 (1912). *A. Högyes:* Monatsschr. f. Ohrenhkde. **46**. 685, 809, 1353 (1912). — [5]) Vgl. hierzu *A. Fruböse:* Z. für Biologie. **76**. 267 (1922). — Vgl. weitere Beobachtungen über den galvanischen Schwindel. *P. Jensen: Pflügers* Arch. **64**. 182 (1890). — *H. Gertz:* Acta otolaryngol. **1**. 215 (1918). — Weitere Literaturangaben siehe bei *Fruböse.* — [6]) Vgl. hierzu *E. Hitzig:* Arch. f. (Anat.) und Physiol. 716 (1871). — *E. Kny:* Arch. f. Psychiatrie. **18**. 637 (1887). — [7]) Vgl. zu diesem Probleme: *E. Hering:* Beitr. z. Physiol. Heft 1, 30. Leipzig 1861. — *Breuer* und *Kreidl: Pflügers* Arch. **70**. 494 (1898). — *R. Dittler:* Z. f. Sinnesphysiol. **52**. 274 (1921).

aus nicht, um uns ein klares Bild über die Bedeutung jener Sinnesorgane zu geben, die einerseits in den Ampullen der halbkreisförmigen Kanäle eingebettet und andererseits im Utriculus und Sacculus eingelagert sind. Der Forschung war der Weg klar gewiesen. Es galt durch Reizung der einzelnen Sinnesorgane festzustellen, was für Erscheinungen sich geltend machen. Ferner war zu prüfen, was geschieht, wenn sie einzeln zur Ausschaltung kommen. Aus den Einzelbeobachtungen mußte sich dann ein Gesamtbild der Bedeutung des in Frage kommenden Sinnesapparates für den Organismus ergeben. Schließlich verblieb dann noch die Aufgabe, seine Funktionen in Beziehung zu solchen zu setzen, die ähnlichem oder gar gleichem Geschehen dienen. Wir sind erst dann voll befriedigt, wenn wir die Gesamtfunktionen aller Sinnesorgane, soweit sie in unmittelbaren Beziehungen zueinander stehen, klar erkannt haben. Wir können dann den Anteil jedes einzelnen davon an bestimmten Leistungen klar abgrenzen und zugleich einen Einblick in das Ergebnis gemeinsamer Funktionen gewinnen.

Während bei den bis jetzt besprochenen Sinnesorganen neben Vorgängen, die nicht in den Kreis des Bewußtseins eintreten — Reflexe — vor allem solche in Erscheinung treten und sich in mannigfaltiger Weise auswirken, die mit Empfindungen verknüpft sind, haben wir es bei den zu besprechenden Sinneseinrichtungen mit solchen zu tun, bei denen in überwiegendem Maße uns nicht bewußt werdendes Geschehen in Frage kommt.

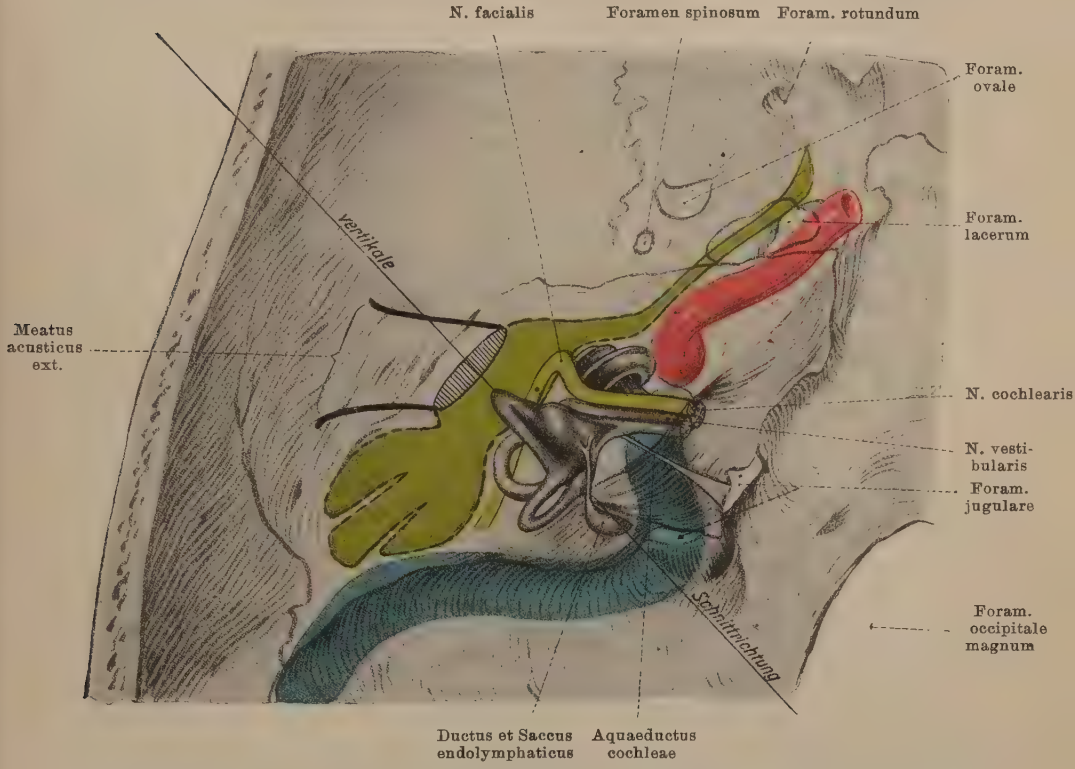
Der Umstand, daß von den Sinnesorganen des Labyrinthes aus im wesentlichen Reflexvorgänge vermittelt werden, ermöglicht ein genaues Studium ihrer besonderen Bedeutung auch an Hand von Tierversuchen. An Stelle von Empfindungen, die wir ja vielfach nur an uns selbst mit Sicherheit feststellen können, während Experimente an Tieren jede feinere Analyse von Erfolgen auf Reize der meisten Sinnesorgane — es sei denn auf dem Wege der Dressur — ausschließt, haben wir es hier mit motorischen Funktionen als Endergebnis der von jenen Sinnesapparaten ausgesandten Erregungen zu tun. Wir haben somit ein objektives Kennzeichen für den Erfolg des Reizes des einen oder anderen Sinnesorganes vor uns. Das ist der Grund, weshalb der Tierversuch auf diesem Gebiete der Sinnesphysiologie von Anfang an führend war, und es auch geblieben ist. Immerhin hat, wie wir schon oben unter Hinweis auf Beobachtungen an Taubstummen gezeigt haben, der von der Natur ausgeführte Versuch am Menschen schon manche wertvolle Ergänzung zu den an Tierversuchen erhobenen Befunden ergeben. Sicherlich wird die zukünftige Forschung, nachdem ein so weitgehender Ausbau des ganzen Forschungsgebietes erfolgt ist, noch öfters Fällen von Störungen beim Menschen begegnen, die Veränderungen im Gebiete bestimmter Labyrinthsinnesorgane offenbaren.

Wir werden aus den eben dargelegten Gründen zunächst von an Tieren gemachten Beobachtungen ausgehen und im Anschluß daran auf an Menschen erhobene Befunde zurückkommen. Bevor wir an die Schilderung einzelner Versuche gehen, müssen wir uns kurz mit dem Bau der in Frage kommenden Sinnesorgane bekannt machen und vor allem auch mit der Art ihres Einbaues in das häutige Labyrinth. Wir haben im Laufe der Vorlesungen wiederholt erkannt, daß sich aus der strukturellen Organisation von Organen Anhaltspunkte für die Art ihrer Funktion gewinnen lassen. Prüfen wir, ob uns die ganze Anlage des gesamten Labyrinthes nicht eben solche Fingerzeige gibt. Vor allen Dingen interessiert es uns,

zu erfahren, welcher Art der adäquate Reiz ist, der jene Sinnesorgane in Erregung versetzt. Auch hierfür gibt die anatomische Betrachtung des Labyrinthes bestimmte Anhaltspunkte.

Wir haben seiner Zeit von der knöchernen und häutigen Schnecke gesprochen (vgl. S. 346) und sind dabei kurz auf die Beziehungen beider zum knöchernen und häutigen Labyrinth eingegangen. Das letztere besteht aus dem Vorhofs- und Bogengangsapparat. In Abb. 280[1]) erkennen wir die gegenseitige Lage der genannten Gebilde zueinander

Abb. 280.



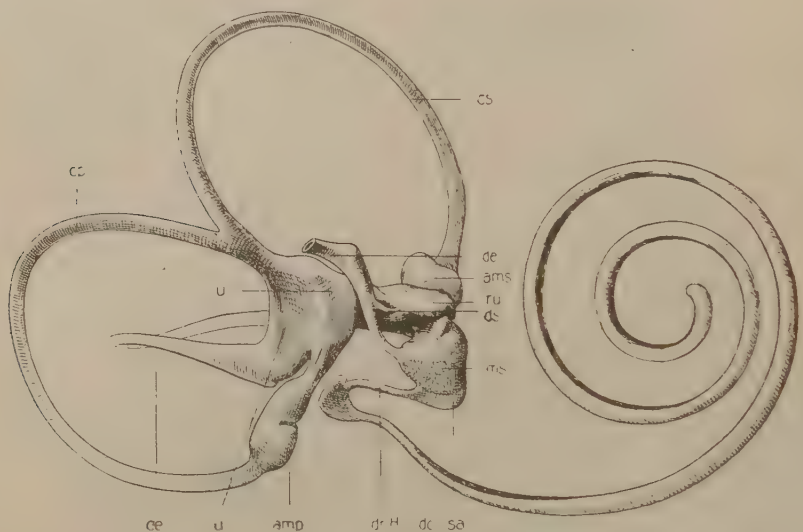
Halbschematisches Übersichtsbild des menschlichen Gehörorgans und seiner Lagerung im Schädel von oben her gesehen. Grün: Tube, Pauke und Warzenzellen. Rot: Art. carotis int. Blau: Sinus sigmoideus.

und zugleich zu benachbarten Anteilen des Inhaltes des Felsenbeines. In Abb. 281, S. 590[1]), ist die häutige Schnecke nebst dem häutigen Labyrinth dargestellt. Beide sind mit Endolymphe ausgefüllt. Zwischen den häutigen und knöchernen Anteilen von Schnecke und Labyrinth befindet sich, wie früher schon mitgeteilt, Perilymphe. Der erwähnte Vorhofsapparat besteht aus zwei Säckchen, genannt Utriculus und Sacculus. Ihre Wand und diejenige der häutigen Bogengänge ist dünn. Auf einer bindegewe-

[1]) Entnommen: *A. Eckert-Moebius* im Handbuch der speziellen pathologischen Anatomie und Histologie (herausgegeben von *F. Henke* u. *O. Lubarsch*). 12. J. Springer, Berlin 1926.

bigen Membrana propria ist nach innen einschichtiges Epithel aufgelagert. Sie zeigt nur da eine besondere Struktur, wo Sinnesepithel vorhanden ist. Hier ist sie bedeutend dicker. Uns interessiert in erster Linie der Bau der sowohl im Sacculus als im Utriculus als in den Ampullen der häutigen Bogengänge eingelagerten Sinnesorgane. Es sei vorausgeschickt, daß die in ihnen enthaltenen Sinnesepithelzellen in Beziehung zu Nervenfasern stehen, die im weiteren Verlauf sich zu einem Nervenstamm, dem Nervus vestibularis, zusammenschließen (vgl. hierzu Abb. 282)[1]. Dieser bildet weiterhin mit dem N. cochlearis zusammen den N. acusticus. Eigentlich sollte man die letztere Bezeichnung, die auf eine Zeit zurückgeht, in

Abb. 281.



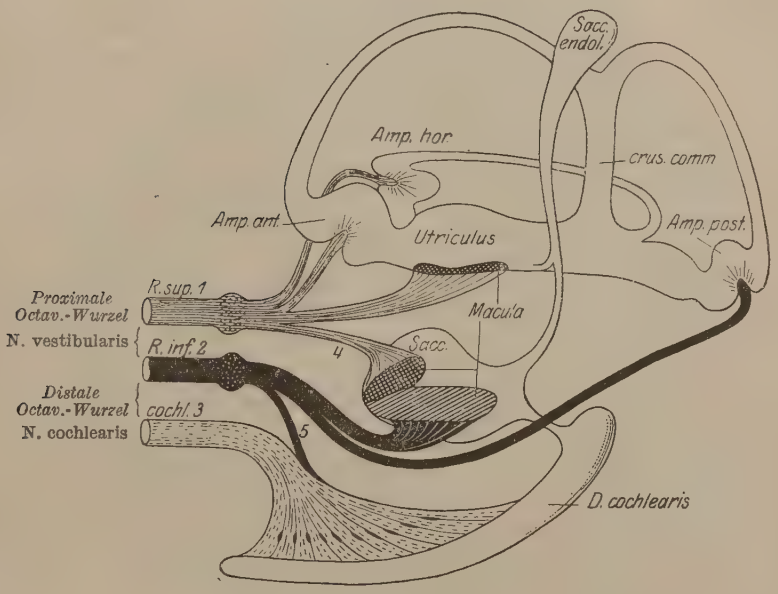
Die endolymphatischen Räume des Labyrinthes. Ansicht von hinten und innen.
C p = Canalis semicircularis posterior. *C s* = Canalis semicircularis superior. *C e* = Canalis semicircularis externus. *u* = Utriculus. *am p* = Ampulla post. *ams* = Ampulla sup. *de* = Ductus endolymphaticus. *ru* = Rec. utriculi. *ds* = Ductus saccularis. *ms* = Macula sacculi. *sa* = Sacculus. *dc* = Ductus cochlearis. *dr H* = Ductus reuniens Henseni.

der nicht erkannt war, daß die beiden genannten Anteile des genannten Nerven ganz verschiedene Aufgaben erfüllen, fallen lassen. Es ist richtiger, einerseits vom N. cochlearis, dem Vermittler von Schallempfindungen, zu sprechen und andererseits vom N. vestibularis oder aber jene Strecke des gemeinsamen Verlaufs beider Nerven Nervus octavus zu nennen. Es sei gleich an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß die Ansichten der Forscher in dem folgenden Punkte auseinander gehen. Während die einen dem Nervus vestibularis und den mit ihm in Beziehung stehenden Sinneszellen (in Betracht kommen in dieser Hinsicht in erster Linie diejenigen des Sacculus und Utriculus) keine Beziehung zur Schallempfindung zuerkennen, sind andere Autoren[2] der Ansicht, daß vermittels der genannten

[1]) Entnommen: *H. M. de Burlet:* Anat. Anzeiger. **58**. 26 (1924). — [2]) Vgl. hierzu *V. Hensen:* Münch. med. Wochenschr. **46**. 444 (1899); *Pflügers* Arch. **119**. 249 (1907). — *A. Lucae:* Arch. f. Ohrenheilk. **79**. 246 (1909). — *H. Deetjen:* Z. f. Biol. **39**. 159 (1900).

Einrichtungen insbesondere Geräusche wahrgenommen werden können. Es liegt zur Zeit für diese Annahme kein eindeutiger Beweis vor. Der Umstand, daß bei Tieren, bei denen die Schnecke mit ihrem spezifischen Sinnesepithel noch nicht zur Entwicklung gelangt ist, durch Schallwellen Reaktionen auslösbar sind, beweist natürlich nicht, daß bei jenen Organismen, bei denen das *Corti*sche Organ vorhanden ist, die Labyrinthsinnesorgane auch im Dienste des Hörens stehen. Als Beweis dafür, daß diese letzteren durch Schallwellen in Erregung versetzt werden können, wird der folgende Versuch angeführt. Es wurde der Kopf eines Hechtes halbiert und das Gehirn entfernt. Nunmehr wurden, nachdem an den Labyrinthapparat

Abb. 282.



und den N. octavus unpolarisierbare Elektroden angelegt worden waren, die mit einem Saitengalvanometer in Verbindung standen, im Wasser, in dem der Kopf sich befand, Schallschwingungen hervorgebracht[1]). Es traten Aktionsströme auf. Dieser Befund beweist für den Hecht, daß Schallwellen einen adäquaten Reiz für die in Frage kommenden Sinneszellen des Labyrinthes darstellen, nicht aber, daß es zur Auslösung von Schallempfindungen gekommen ist und noch weniger, daß bei uns die Labyrinthsinnesorgane eine entsprechende Funktion haben. Es unterliegt keinem Zweifel, daß von ihnen aus Reflexe ausgelöst werden können, für deren Zustandekommen unter besonderen Verhältnissen auch Schallwellen in Betracht kommen dürften. Es ist dagegen unwahrscheinlich, daß der N. vestibularis

[1]) *H. Piper:* Münch. med. Wochenschr. **53**. 1785 (1906); Zbl. f. Physiol. **20**. 293 (1906); Med. Klin. **2**. 1073 (1906); Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 1 (1910).

— insbesondere auch bei uns — Beziehungen zu jenen Zentren hat, die Schallempfindungen vermitteln.

Der Nervus vestibularis, auch Radix vestibularis nervi octavi, bzw. Radix labyrinthica genannt, weist folgende Anteile auf: eine Pars superior, die einen Ramus ampullaris superior und lateralis, ferner einen Ramus maculae utriculi und einen Ramus saccularis pars superior abgibt und eine Pars inferior. Dieser letztere Anteil liefert den Ramus saccularis pars inferior und den Ramus ampullaris posterior. Im inneren Gehörgang treten die genannten Faserzüge in das dort befindliche Ganglion vestibulare (labyrinthicum) ein. Es enthält bipolare Ganglienzellen.

Betrachten wir nunmehr die Einrichtung der in Betracht kommenden Sinnesorgane, nachdem wir festgestellt haben, daß die von ihnen abgehenden Nervenbahnen ein einheitliches Verhalten zeigen. Beginnen wir mit den sog. Maculae staticae bzw. acusticae sacculi und utriculi[1]), vgl. hierzu Abb. 283)[2]). Die das Sinnesepithel tragende Macula des Utriculus befindet sich im Processus utriculi (Sinus utricularis anterior). Die Macula sacculi ist im Hauptteil des Sacculus gelegen. Beide Vorhofsäckchen stehen durch den Canalis utriculo-saccularis miteinander in Verbindung. Da wo das Sinnesorgan in ihnen angebracht ist, ist ihre Wand ganz wesentlich verdickt. Das Sinnesepithel ist in Form von etwa 1·5—2 *mm* großen, ovalen, leicht erhabenen Flecken angeordnet. Es ruht auf einer strukturlosen Basalmembran. Nach außen folgt lockeres Bindegewebe, in dem Nervenfasern und Blutgefäßkapillaren eingelagert sind. Es sind neben den eigentlichen Sinnesepithelzellen Stützzellen vorhanden. Diese durchsetzen die ganze Dicke der Epithelschicht. Ihr Zellkörper ist in der unteren Hälfte verschieden gestaltet. Nach oben geht ein schlanker, fadenförmiger Fortsatz von ihm ab. Die Stützzellen sitzen mehr oder weniger breitbasig auf der Basalmembran auf und füllen den ganzen Raum unter den Sinnesszellen — genannt Haarzellen — aus. Diese letzteren besitzen einen zylinderförmigen Zelleib. Das untere Ende ist abgerundet oder kolbig aufgetrieben. Es enthält den großen Kern und wird von einem Nervenfasernetz umsponnen. Von dem oberen Ende der Haarzellen gehen starke haarförmige Gebilde ab. Sie bestehen aus zahlreichen feinen, parallel gerichteten Härchen. Sie geben zum Teil Zweige ab und bilden mit diesen ein feinstes Fasernetz. Sie gehen dann häufig in Form einer kelchartigen Erweiterung in einen schmalen Decksaum, die sog. Statolithenmembran über[3]). Diese besteht

---

[1]) Vgl. über die Morphologie der Sinnesorgane des Labyrinthes u. a. *G. Alexander* im Handbuch der Neurologie des Ohres (herausg. von *G. Alexander* und *O. Marburg*). **1**. 1 ff. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1924. — *W. Kolmer:* Ebenda. 101 ff. — *A. Eckert-Moebius* im Handbuch der speziellen pathol. Anat. und Histologie. **12**. 1 ff. J. Springer, Berlin 1926. In allen diesen Arbeiten finden sich reiche Literaturangaben. Vgl. insbesondere: *G. Alexander:* Arch. f. Anat. (u. Physiol.). 1895; Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Kl. **108**. (3). November 1899; — *W. Kolmer:* Arch. f. mikrosk. Anat. **70**. 695 (1907); Ergebnisse der Physiol. *(Asher-Spiro)*. **11**. 372 (1911). — *Held:* Die Entwicklung des Nervensystems. Barth, Leipzig 1908; Untersuchungen über den feineren Bau des Ohrlabyrinthes der Wirbeltiere. Teubner, Leipzig 1902 und 1909. — *Max Bielschowsky* und *G. Brühl:* Arch. f. mikrosk. Anat. **71**. 22 (1908). — *Retzius:* Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm 1884; Biolog. Untersuchungen. 1892/93; 1905; 1914. — [2]) Entnommen: *A. Eckert-Moebius:* l. c. S. 69. — [3]) Vgl. über die Struktur usw. der Statolithenmembran: *G. Donadei:* Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. **36**. 65, 131 (1925).

aus zur Oberfläche parallel verlaufenden, verflochtenen Fasern, die in eine gallertige Masse eingebettet sind. An einzelnen Stellen sind der genannten Membran kristallinische Körperchen aufgelagert. Sie sind Statolithen bzw. Otolithen (auch Statoconien) genannt worden. Sie bestehen aus kohlensaurem Kalk und einer organischen Grundsubstanz und stellen gewöhnlich längliche, leicht abgerundete Sechsecke dar (vgl. Abb. 284, S. 594)[1]). Zwischen der Statolithenmembran und dem Epithelsaum befindet sich Flüssigkeit. Sie füllt jene Räume aus, die zwischen den Haaren der Haarzellen und ihren Verzweigungen übrig bleiben. Sie scheint eine andere Zusammensetzung als die Endolymphe zu haben.

Abb. 283.

Weitere Sinnesorgane finden sich in den Ampullen der Bogengänge. Man nennt ihren Sitz Cristae staticae bzw. ampullares (auch acusticae). Die Crista jedes Bogenganges stellt eine zur Achse der Ampulle und des Bogenganges quergerichtete Falte des Epithels und Bindegewebes dar (vgl. hierzu Abb. 285, S. 594)[2]). Sie springt in das Lumen der Ampullen deutlich vor und weist lockeres, Nervenfasern und Gefäßkapillaren führendes Bindegewebe auf. Auf dieses folgt ein hoher Epithelüberzug. Das Sinnesepithel gleicht ganz dem bei den Maculae staticae geschilderten. Die Härchen sind über der Mitte der erwähnten Falte senkrecht ange-

[1]) Entnommen: *Philipp Stöhr* und *W. v. Möllendorff:* Lehrbuch der Histologie. 20. Aufl. G. Fischer, Jena 1924. — [2]) Entnommen: *A. Eckert-Moebius:* l. c. S. 71.

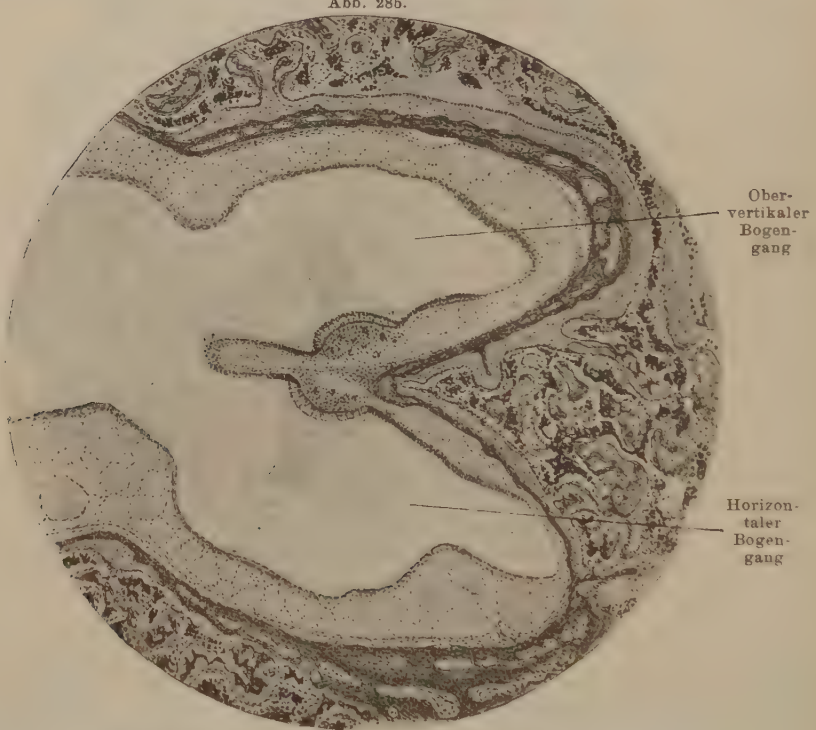
ordnet. Gegen den Rand zu konvergieren sie leicht. Sie bilden auch hier ein quer verlaufendes Fasernetz. Eine abschließende Membran fehlt. Die Härchen ragen in eine Cupula genannte, Flüssigkeit enthaltende gallertartige Masse hinein (vgl. hierzu Abb. 286)[1]).

Abb. 284.

Statolithen aus dem Sacculus eines neugeborenen Kindes. 560 mal vergrößert.

Wir müssen uns nun noch mit der Lage und dem Verhalten der Bogengänge selbst etwas beschäftigen. Ein Blick auf die Abb. 287[2]) und 288, S. 596 (vgl. auch Abb. 280, S. 589) zeigt, daß jene eine ganz bestimmte Anordnung im Raume — annähernd entsprechend den drei in ihm errichtbaren, zueinander senkrecht stehenden Ebenen — besitzen. Man unterscheidet einen Canalis semicircularis superior (anterior, frontalis), lateralis (externus, horizontalis) und inferior (posterior, sagittalis). Der obere und untere Bogengang münden in einem

Abb. 285.



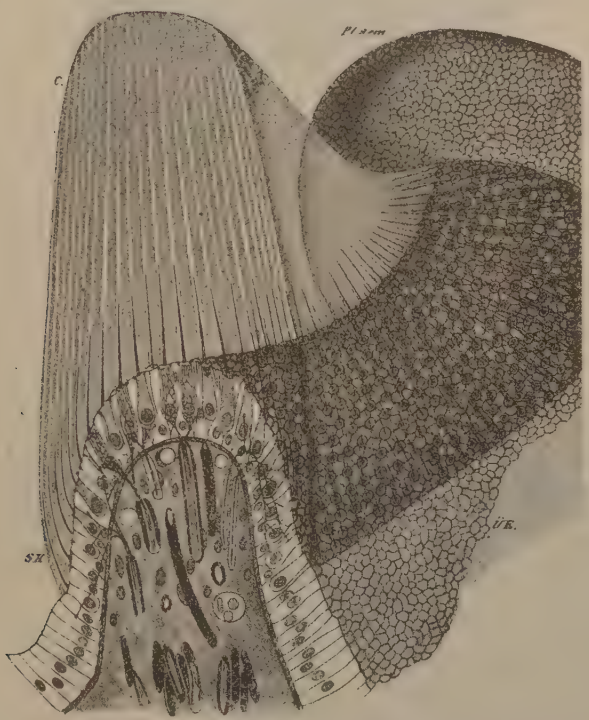
Cristae ampullares des horizontalen und oberen vertikalen Bogenganges vom Neugeborenen. Annähernd senkrecht zum Boden längs durchschnitten. (Vergröß. 50fach).

gemeinsamen Rohr (Sinus utricularis superior) in den Utriculus. Zwischen der unteren Ampulle und dem Utriculus ist ein kurzes Röhrchen (Sinus utricularis inferior) eingeschaltet (vgl. hierzu Abb. 281,

[1]) Entnommen: *W. Kolmer* im Handbuch der Neurologie des Ohres (herausgeg. von *G. Alexander* und *O. Marburg*). 1. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1924. —
[2]) Entnommen: *G. Alexander* im Handbuch der Neurologie des Ohres. l. c.

S. 590). Von größter Bedeutung ist der Umstand, daß bei verschiedenen Tierarten die Winkel, die die einzelnen Bogengänge gegeneinander bilden, verschieden sind, jedoch sind sie für jede einzelne Tierspezies innerhalb sehr enger Grenzen konstant. Auch für den Menschen gilt der Satz, daß die Stellung des Labyrinthes im Kopfe durch Form- und Stellungsvarietäten der Schläfenbeinpyramide nicht beeinflußt wird[1]). Es schließen bei uns die Ebenen des oberen und hinteren Bogenganges miteinander einen Winkel von etwa 86°, diejenigen des oberen und äußeren einen solchen von etwa 84° ein. Der Winkel zwischen der Ebene des hin-

Abb. 286.

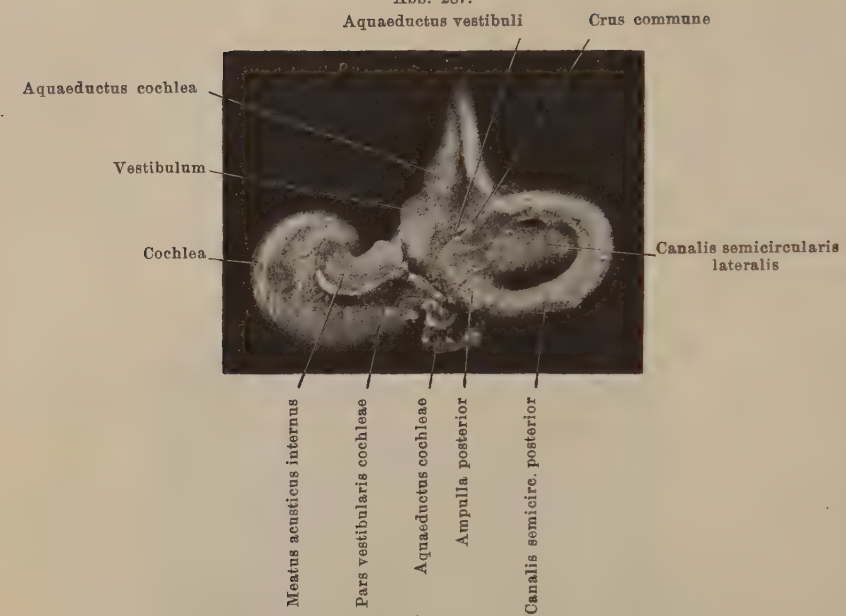


Plastisch-schematische Rekonstruktion der histol. Beziehungen an einer Hälfte einer in der Längsrichtung eines Bogenganges durch einen Schnitt halbierten Crista ampullaris. *SH* = Sinneszellhaar, *C* = Cupulagallerte, *ÜE* = Übergangsepithel, *Pl. sem.* = Planum semilunatum.

teren und äußeren Bogenganges beträgt etwa 80°[2]). Mit der sagittalen Medianebene des Kopfes schließen die Ebenen des oberen und des hinteren Bogenganges einen Winkel von je 45° ein. Die Mittelebenen der beiden äußeren Bogengänge bilden miteinander einen nach unten offenen Winkel

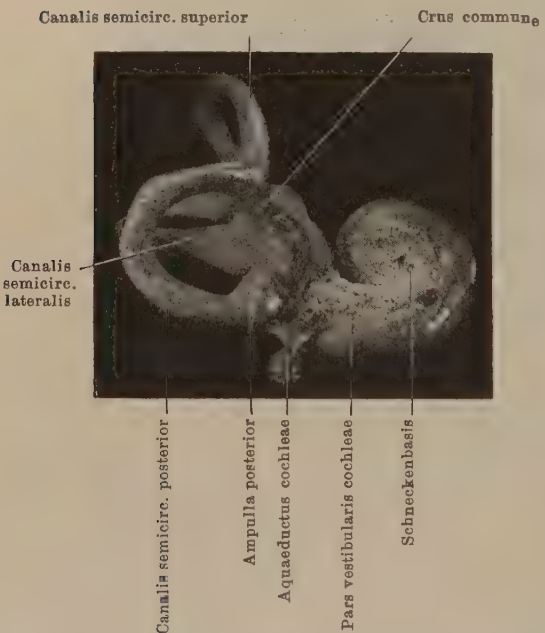
[1]) Vgl. hierzu: *Crum A. Brown:* J. of anat. and physiol. **8**. 327 (1874). — *T. Sato:* Z. f. Ohrenheilkunde. **42**. 137 (1903); **44**. 178 (1903). — *H. M. de Burlet* und *J. J. Koster:* A. f. Anat. (u. Physiol.) 59 (1916). — J. *Ohm:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilkde. **62**. 289 (1919). — *F. Perez:* Monatsschr. f. Ohrenheilkde. **56**. 243 (1922). — [2]) Vgl. *T. Sato:* Z. f. Ohrenheilkde. **42**. 137 (1903). — *Siebenmann:* Korrosionsanatomie des knöchernen Labyrinthes des menschlichen Ohres. Bergmann, Wiesbaden 1899.

Abb. 287.



Metallausguß des rechten Innenohres vom Neugeborenen. Ansicht von innen. 3:1.

Abb. 288.



Metallausguß der linken knöchernen Innenohrkapsel des Erwachsenen. Ansicht von innen. 3:1.

von 173°. Die Maculae utriculi liegen annähernd horizontal mit einer etwa 5° betragenden Senkung nach außen. Die Maculae sacculi schließen mit der sagittalen Medianebene des Kopfes einen Winkel von je 41° und mit der Vertikalen einen solchen von etwa 10°[1, 2]) ein. Die Ein-

[1]) Vgl. *G. Alexander:* Handbuch der Neurologie des Ohres. l. c. (S. 592). 71 ff. — [2]) Vgl. hierzu das Aussehen und die Lage der Maculae beim Meerschweinchen und Kaninchen: *H. M. de Burlet* und *J. J. Koster:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 59 (1916). — *H. Oort:* Anat. Anz. **51**. 272 (1918); *Pflügers* Arch. **186**. 1 (1921). — *H. M. de Burlet:* Anat. Anz. **53**. 302 (1920); **58**, 26 (1924). — *H. M. de Burlet* und *J. H. de Haas:* Z. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte. **68**. 177 (1923); **71**. 233 (1924).

stellung des Kopfes in die Horizontale vollzieht sich in der Weise, daß die Maculae utriculi beider Seiten in eine Lage gebracht werden, in der die durch sie gelegte Ebene horizontal steht. In dieser Stellung erfolgen keine oder doch nur unterschwellige Reize. Bei der genannten Lage der Maculae stehen die durch die beiden äußeren Bogengänge gelegten Ebenen horizontal [1]). In ihr ist ferner der Tonus der Halsmuskulatur — wir kommen hierauf noch zurück — relativ gering. Jene Lage stellt die normale Ruhestellung des Kopfes dar. Wir können sie als Ausgangstellung zum Studium der Funktionen jener Einichtungen verwenden, die für die Regelung von Lage- und Bewegungsänderungen des Kopfes in Betracht kommen.

Für die Auffassung der Funktion der beiden Bogengangsapparate ist es von größter Bedeutung, daß je zwei Kanäle mit den ihnen zugehörigen Ampullen in der gleichen Ebene gelegen sind [2]). Es lassen sich drei Bogengangs- und Ampullenpaare als funktionelle Einheit zusammenfassen. Zu dem seitlichen Bogengangspaar gehören der rechte seitliche Bogengang mit der rechten seitlichen Ampulle und der linke seitliche Bogengang mit der linken seitlichen Ampulle. Die genannten Bogengänge liegen annähernd in der gleichen Ebene. Die Ampullen sind nach vorne gerichtet. Eine weitere funktionelle Einheit bildet das nach rechts vorne gerichtete senkrechte Bogengangspaar. Zu ihm gehören der rechte obere Bogengang mit der rechten oberen Ampulle und der linke untere Bogengang mit der linken unteren Ampulle. Die Ebenen dieser Bogengänge stehen annähernd senkrecht im Raum. Sie bilden mit der Sagittalebene einen nach rechts vorne offenen Winkel von 45°. Endlich bilden der linke obere Bogengang mit der linken oberen Ampulle und der rechte untere Bogengang mit der rechten unteren Ampulle das nach links vorne senkrecht gerichtete Bogengangspaar. Die senkrecht stehenden Ebenen dieser Bogengänge bilden mit der Sagittalebene einen nach links vorne offenen Winkel von 45°. Die Ampullen jedes der genannten Bogengangspaare, die, wie oben geschildert, die Sinnesorgane enthalten, liegen symmetrisch und einander zugewandt. Es sei gleich vorweggenommen, daß als adäquater Reiz für die Sinnesorgane der Ampullen, die Cristiae staticae, Stöße gelten, die von bewegter Endolymphe ausgehen. Eine Bewegung von solcher erfolgt, wenn der Kopf gedreht wird, und zwar ist je nach der Richtung, in der die Drehung erfolgt, der Inhalt bestimmter Bogengänge beteiligt. Wird durch eine um eine auf einer bestimmten Bogengangsebene senkrecht stehende Achse ausgeführte Drehung in einem Bogengangskanal eine Endolymphströmung in der Richtung nach der zugehörigen Ampulle ausgeführt, dann strömt in dem zugehörigen Bogengang die Endolymphe von dieser weg. Die in den zusammengehörenden Ampullen eingebetteten Sinnesorgane werden stets von entgegengesetzt gerichteten Endolymphströmungen getroffen. Über die Beziehungen der einzelnen Ampullen bzw. der in ihnen enthaltenen Cristae zu einander läßt sich folgendes sagen. Die seitliche Ampulle der einen Seite hat nur zu der seitlichen Ampulle der andern Seite Beziehungen, während alle anderen Cristae solche zu den drei übrigen aufweisen. Es sind z. B. bei der rechten oberen Crista Beziehungen vorhanden zu 1. der linken unteren Crista

[1]) *Fernando Perez:* Monatsschrift f. Ohrenheilk. **56**. 243 (1922). — [2]) *Joh. Ohm:* Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. **62**. 289 (293 ff.) (1919). — Vgl. auch *Crum A. Brown:* J. of anat. and physiol. 8. 327 (1874).

(Symmetriecrista), 2. der linken oberen Crista (Spiegelbildcrista) und 3. der rechten unteren Crista (Nachbarcrista)[1].

Nachdem wir uns nun im wesentlichen über die Lage der Sinnesorgane des Labyrinthes unterrichtet haben, wollen wir uns der Frage nach dem Verlauf des N. vestibularis zuwenden. Er stellt den medialen Abschnitt des VIII. Hirnnerven dar. Die in ihm vereinigten Faserbündel, die vom Ganglion vestibulare ihren Ausgangspunkt nehmen, treten in die Medulla oblongata ein. In dieser ziehen die Fasern ventral vom Corpus restiforme — zwischen diesem und der absteigenden Trigeminuswurzel mit ihrem zugehörigen Kern — dorso-medialwärts zu Kernen, die medial vom Corpus restiforme liegen. Ein Teil der Vestibularisfasern endet in dem hier befindlichen dorsalen bzw. triangulären Kern. Weitere Fasern des Vestibularis bilden eine absteigende Wurzel. Sie endigen im Nucleus radicis descendentis vestibularis. Die absteigende Vestibulariswurzel nebst den sie begleitenden Kernmassen können bis in die Gegend der Hinterstrangkerne verfolgt werden. In der Bildung einer auf- und einer absteigenden Bahn zeigt der N. vestibularis ein Verhalten, wie es jeder Faser der hinteren Wurzeln des Rückenmarks zukommt. Ein weiterer Teil der Vestibularisfasern endigt in einem Kerngebiet, das im lateralen Teil des Bodens des IV. Ventrikels liegt. Hier finden sich Zellen des *Deiters*schen Kernes. An diesen schließt sich dorsalwärts der *Bechterew*sche Kern an. Endlich lassen sich Fasern des N. vestibularis direkt bis zum Wurm des Kleinhirnes verfolgen. Sie geben auf ihrem Verlauf zahlreiche Kollateralen an den *Deiters*schen und *Bechterew*schen Kern ab. Diese letztere Bahn ist auch direkte sensorische Kleinhirnbahn *(Edinger)* genannt worden. Sie bildet einen Teil der medialen Abteilung des Corpus restiforme. Jene Fasern, die von den Endkernen des N. vestibularis (dorsaler Kern nebst absteigendem Anteil, Zellgruppen des *Deiters*schen und *Bechterew*schen Kerns) ausgehend, dem Wurm des Kleinhirns zustreben, werden unter der Bezeichnung indirekte sensorische Kleinhirnbahn zusammengefaßt[2]. Vgl. hierzu Abb. 289[3].

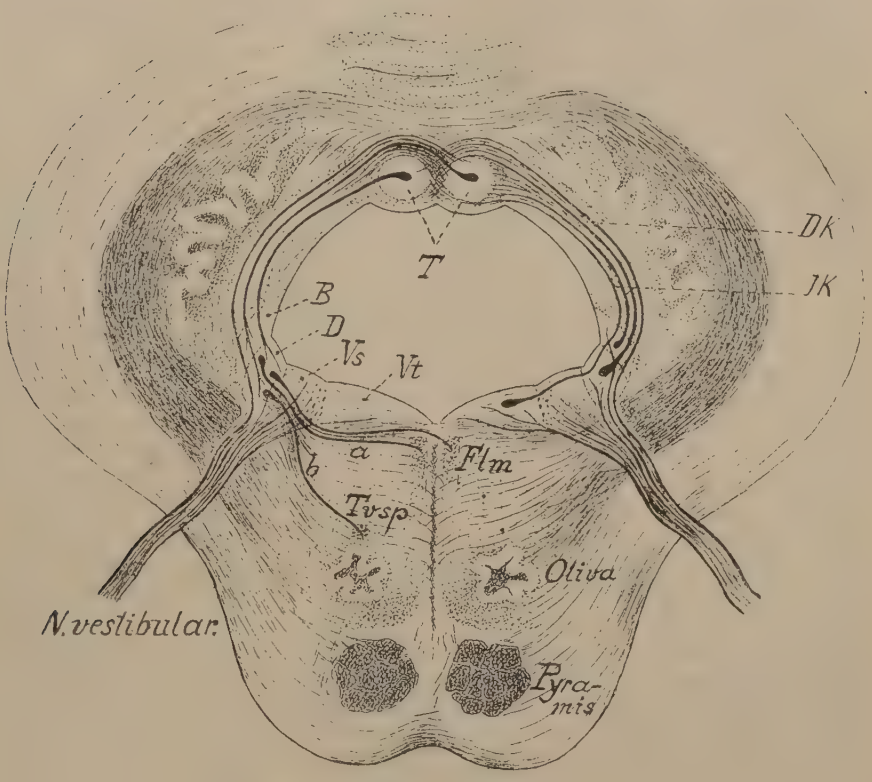
Es sei in diesem Zusammenhang erwähnt, daß in der medialen Abteilung des Corpus restiforme neben den genannten Kleinhirnbahnen noch Fasern enthalten sind, die von anderen Hirnnerven und insbesondere vom Trigeminus herstammen. Sie gehen von den Endkernen jener Hirnnerven aus. Diese Bahnen sind Tractus nucleo-cerebellares genannt worden. Ferner verlaufen von Zellen des Wurmes (Nucleus tecti) Bahnen zentrifugal z. B. zu dem *Deiters*schen und *Bechterew*schen Kern. Sie bilden den Tractus cerebello-nuclearis. Schließlich sei noch daran erinnert, daß im Rückenmark Bahnen emporsteigen, die Erregungen nach dem Wurm des Kleinhirns leiten, die von Hautsinnesorganen (Drucksinn) und von solchen tiefer liegender Gewebe (Muskel, Sehnen, Faszien) vermittelt sind. Jene Bahnen, Kleinhirnseitenstrangbahnen (vgl. S. 579), stehen mit den zugehörigen Reizaufnahme- und den zentralen Erregungsempfangsapparaten im Dienste der Gleichgewichtserhaltung beim Stehen und Gehen. Es ist

[1]) Vgl. hierzu *Joh. Ohm:* l. c. und *G. Alexander* im Handbuch der Neurologie des Ohres. l. c. 78. — [2]) Vgl. die Literatur über das Vestibularisgebiet bei *Otto Marburg* im Handbuch der Neurologie des Ohres. l. c. 326. — Vgl. ferner *Emil Villiger:* Gehirn und Rückenmark. l. c. — [3]) Entnommen: *Emil Villiger:* Gehirn und Rückenmark. 8. bis 10. Aufl. 208. Wilh. Engelmann, Leipzig 1922.

naheliegend, in dem Umstande, daß der N. vestibularis auch Beziehungen zu Zellen des Wurmes des Kleinhirnes hat, einen Hinweis auf ähnliche Funktionen zu erblicken, wie sie dem eben erwähnten System zuerkannt worden sind.

Vom Kleinhirn und insbesondere auch vom Wurm aus bestehen mannigfache Beziehungen zu bestimmten Kerngebieten. So werden solche

Abb. 289.



Verlauf des N. vestibuli.

B = Nucleus Bechterew. *D* = Nucleus Deiters. *Vs* = Nucleus spinalis vestibularis. *Vt* = Nucleus triangularis vestibularis. *DK* = direkte sensorische Kleinhirnbahn. *IK* = indirekte sensorische Kleinhirnbahn. *T* = Nucleus tecti cerebelli. *Flm* = Fasciculus longitudinalis medialis. *Tvsp* = Tractus vestibulo-spinalis. *a* = Fasern vom Nucleus Deiters zum hinteren Längsbündel. *b* = Fasern vom Nucleus Deiters zum Rückenmark (Tr. vestibulo-spinalis).

durch den Bindearm zum Nucleus ruber und zum Thalamus vermittelt. Erinnert sei ferner (vgl. S. 276, Abb. 131) an die Beziehung des *Deiters*schen Kernes zum hinteren Längsbündel. Von ihm zieht ferner ein Faserbündel — Tractus vestibulo-spinalis — nach dem Rückenmark. Es endigt in dessen Vorder- und Seitenstrang. Es bestehen somit vom *Deiters*schen Kern aus Beziehungen zu den Labyrinthsinnesorganen, zu den Augenmuskelnerven vermittels des Fasciculus longitudinalis medialis und zum Rückenmark.

Wir haben schon erwähnt (vgl. S. 588), daß von den Sinnesorganen des Labyrinthes aus Reflexe ausgelöst werden. Für ihr Zustandekommen vermögen wir uns auf Grund der anatomischen Kenntnisse des Verlaufs des N. vestibularis und der Beziehungen von dessen Endkernen zu anderen Kerngebieten ein klares Bild zu machen. Nun kommt es, wie wir bereits erfahren haben, auch zur Auslösung von Empfindungen. Folglich muß das Vestibulariskerngebiet Beziehungen zur Großhirnrinde haben. Über diese ist noch wenig Sicheres bekannt. Es wird angenommen, daß ein weiteres Neuron die Verbindung des Kerngebietes des Vestibularis durch die Formatio reticularis der Haube nach dem Thalamus opticus vermittelt. Hier schließt sich dann ein drittes Neuron an. Seine Bahn soll im hinteren Anteil des Parietallappens endigen.

Wir können uns nunmehr zur Betrachtung von an Tieren ausgeführten Versuchen begeben, die zum Zweck hatten, die Aufgabe der Labyrinthsinnesorgane innerhalb des Gesamtgeschehens im Organismus aufzuklären. Sie sind im wesentlichen nach drei Richtungen ausgeführt worden. Einmal lassen sich zahlreiche Beobachtungen am unverletzten Tiere durchführen. Dann sind Reizversuche angewandt worden, und endlich ist geprüft worden, was geschieht, wenn die Labyrinthe beider Seiten — oder Teile davon — zerstört werden. Von Untersuchungen der letzteren Art haben wir bereits bei Erwähnung der grundlegenden Versuche von *Flourens* gesprochen. Exstirpationen des Labyrinthes sind in der ganzen Tierreihe durchgeführt worden. Die Folgeerscheinungen sind in ihren Grundzügen die gleichen. Fische ohne Labyrinth haben die Möglichkeit verloren, den Körper im Gleichgewicht zu halten[1, 2]). Sie schwimmen unter Wälzbewegungen um ihre Längsachse oder mit dem Rücken nach unten. Sobald der Boden berührt wird, nimmt das Tier die normale Haltung ein. Es kann nunmehr, solange es durch Berührungsempfindungen über die Lage seines Körpers unterrichtet wird, in jener verharren und schwimmen. Sobald jedoch die Berührung mit dem Boden aufhört, zeigen sich die erwähnten Störungen. Von besonderem Interesse ist die folgende Beobachtung. Wird der Lichtsinn ausgeschaltet, dann hören die erwähnten Wälzbewegungen auf. Das Tier schwimmt in Rückenlage. Aus diesem Befunde läßt sich schließen, daß die genannten Bewegungen dadurch zustande kommen, daß der Fisch mittels des Lichtsinnes die anormale Lage seines Körpers bemerkt und den Versuch unternimmt, sie zu korrigieren. Immer wieder gerät das Tier in Rückenlage, und immer wieder wälzt es sich auf den Bauch, um sofort wieder umzukippen. Faßt man einen labyrinthlosen Fisch an, dann ist man überrascht, zu finden, daß seine Bewegungen auffallend kraftlos sind. Wird nur das eine Labyrinth zerstört, dann krümmen sich die Tiere nach der operierten Seite hin und führen in der entspre-

---

[1]) Vgl. u. a. *E. v. Cyon:* Gesammelte Arbeiten. Hirschwald, Berlin 1883; *Pflügers* Arch. **79**. 212 (1900); Das Ohrlabyrinth. J. Springer, Berlin 1908. — *A. Kreidl:* Sitzungsberichte d. Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Kl. **101**. (3). 469 (1892). — *H. Sewall:* J. of physiol. **4**. 339 (1883). — *J. Steiner:* Sitzungsber. d. Berliner Akad. d. Wissensch. **28**. 495 (1886); Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. Fr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1888. — *J. Loeb: Pflügers* Arch. **49**. 185 (1891); **50**. 66 (1891). — *F. S. Lee*: J. of physiol. **15**. 311 (1894); **17**. 192 (1894). — *E. P. Lyon:* J. of physiol. **3**. 86 (1899); **4**. 77 (1900). — *W. F. Ewald: Pflügers* Arch. **116**. 186 (1907). — *A. Fröhlich: Pflügers* Arch. **106**. 84 (1904). — [2]) *A. Bethe:* Biol. Zbl. **14**. 95, 563 (1894).

chenden Richtung sog. Reitbahnbewegungen aus. Es kommt hierin in der Hauptsache die einseitige Herabsetzung der Kraft der Skelettmuskulatur zum Ausdruck.

Bei Amphibien[1]) und Reptilien[2]) sind die Erscheinungen nach Wegnahme der Labyrinthsinnesorgane entsprechende. Man bemerkt gleichfalls herabgesetzte Muskelkraft. Die Bewegungsstörungen sind nicht so ausgesprochen, wie bei den Fischen. Es liegt dies daran, daß die Angehörigen dieser Tierklassen, soweit sie fertig entwickelt sind, über vier Extremitäten verfügen oder aber, wie die Schlangen sich ohne solche auf großer Stützfläche auf dem Boden bewegen. Bringt man

Abb. 290.

Schwimmen einer normalen Ringelnatter.

Abb. 291.

Schwimmen einer labyrinthlosen Ringelnatter.

labyrinthlose Schlangen ins Wasser, dann treten erhebliche Bewegungsstörungen zu Tage. Vergleiche hierzu Abb. 290[3]) und 291[3]). Labyrinthlose Frösche überschlagen sich oft beim Springen. Sie zeigen, wenn ihr Körper in verschiedene Lagen gebracht wird, nicht, wie normale Tiere, das Bestreben die Stellung des Kopfes im Raume möglichst festzuhalten. Bringt man einen Frosch auf eine Drehscheibe, und bringt man diese in Bewegung, dann krümmt das normale Tier die Wirbelsäule nach der Richtung der Drehung. Beim Aufhören derselben erfolgt eine entgegengesetzte Be-

[1]) *Fr. Goltz: Pflügers* Arch. **3**. 172 (1870). — *Laudenbach:* Ebenda. **77**. 311 (1899). — [2]) *Wilh. Trendelenburg* und *Alfred Kühn:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 161 (1908). — [3]) Entnommen: *Wilh. Trendelenburg* und *Alfred Kühn:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 174 (1908).

wegung. Alles das fehlt beim labyrinthlosen Frosch. Bei einseitiger Exstirpation des Labyrinthes beobachtet man gleiche Erscheinungen, wie sie beim Fisch geschildert worden sind.

Besonders eingehend sind Vögel und insbesondere Tauben in ihrem Verhalten nach einseitiger und doppelseitiger Labyrinthexstirpation geprüft worden. Auch bei diesen Tieren fällt die Kraftlosigkeit auf. Die Tiere zeigen ferner schwere Störungen beim Fliegen. Während, wie wir noch erfahren werden, bei normalen Tieren eine Einstellung des Kopfes in eine bestimmte Lage erfolgt, sobald man die Körperlage passiv verändert[1]), fallen diese kompensatorischen Einstellbewegungen beim labyrinthlosen Tiere fort[2]). Vergleiche hierzu Abb. 292—297[3]). Nach einseitiger Labyrinthexstirpation sinkt der Kopf nach der Seite des Wegfalls des Labyrinthes. Kompensatorische Bewegungen finden bei Drehbewegungen auch nach Ausschluß des Lichtsinnes statt[4]).

Betrachten wir nunmehr etwas eingehender das Verhalten von Säugetieren[5]). Wir wollen dabei nicht von den Exstirpationsversuchen ausgehen, sondern Beobachtungen an die Spitze unserer Darlegungen stellen, die an unverletzten Tieren gemacht worden sind. Ferner wollen wir uns zunächst mit der Funktion der Cristae beschäftigen und im Anschluß daran mit jener der Statolithenapparate. Wird ein Meerschweinchen, Kaninchen oder eine Maus usw. in einem Behälter so untergebracht, daß der Rumpf und insbesondere der Kopf in einer bestimmten Stellung fixiert sind, und setzt man dann die Tiere einer Drehbewegung aus, dann ergeben sich ganz charakteristische Befunde[6]). Wird z. B. das Tier mit dem Kopf horizontal nach rechts gedreht (mittels einer nicht zu rasch sich drehenden Zentrifuge) und nach erfolgtem Aufhören der Bewegung sofort frei gegeben, dann dreht es sich krampfhaft im Sinne des Uhrzeigers. Es hüpft dabei auf den Vorderbeinen ruhend mit den Hinterbeinen umher. Der Kopf des Tieres ist dabei im Sinne des Uhrzeigers verdreht. Wird das Tier um die

---

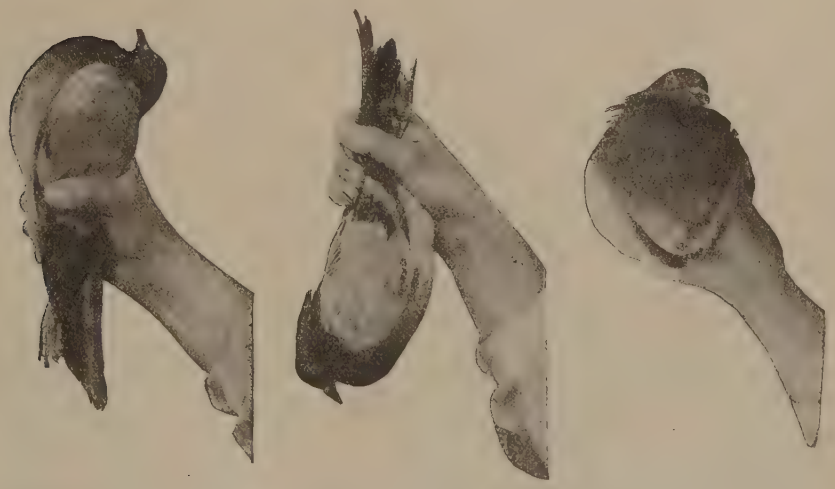
[1]) Vgl. hierzu u. a. *J. Breuer:* Med. Jahrb. 72 (1874); 87 (1875); *Pflügers* Arch. **68**. 596 (1897). — *E. Mach:* Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. 1875. — *A. Bornhardt: Pflügers* Arch. **12**. 471 (1876). — *J. R. Ewald:* Nervus octavus. l. c. 1872. — *F. Groebbels:* Z. f. Biol. **76**. 83 (1922). — [2]) Vgl. *Breuer:* l. c. — *E. v. Cyon:* Ohrlabyrinth. 1908. — *G. V. Th. Borries:* Acta otolaryng. **2**. 398 (1921). — [3]) Entnommen: *W. Trendelenburg* u. *A. Kühn:* l. c. S. 184 u. 186. — [4]) *J. Breuer:* Med. Jahrbuch. Heft 1 (1875). — [5]) Von großem Interesse ist, daß Tiere bekannt sind, bei denen weitgehende Veränderungen des Labyrinthes vorkommen. Hierher gehört die Tanzmaus. Sie ist völlig taub. Die Schnecke ist mit ihren Einrichtungen weitgehend degeneriert. Das Labyrinth zeigt keine besonderen Veränderungen, dagegen wird angegeben, daß die beiden Vestibularganglien verkleinert seien. Die Tanzmaus weist keine Schwindelerscheinungen auf. Sie zeigt ein mangelhaftes Vermögen der Erhaltung des Körpergleichgewichtes. Sie vermag nicht zu schwimmen. Ferner wird auch Muskelschwäche angegeben. Es scheint, daß der Reflexbogen, der Erregungen, die vom Labyrinth ausgehen, auf die entsprechenden Muskeln überträgt, zentral gestört ist. Vgl. hierzu u. a. *B. Rawitz:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 236 (1899); Suppl. 171 (1901); Zbl. f. Physiol. **15**. 649 (1902); **16**. 42 (1902). — *G. Alexander* und *A. Kreidl: Pflügers* Arch. **82**. 541 (1900); **88**. 509, 564 (1902); Zbl. f. Physiol. **16**. 45 (1902). — *O. Zoth: Pflügers* Arch. **86**. 147 (1901). — *F. H. Quix:* Zbl. f. Ohrenheilk. **5**. 291, 327 (1907). — Weitere Störungen, die in irgend einer Beziehung zu Labyrinthreflexen stehen, sind bei Tauben und Enten beobachtet worden (Purzeltauben und Tanzenten.) Vgl. *B. Rawitz:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 105 (1903). — *W. Kolmer:* Zbl. f. Physiol. **25**. 481 (1911). — [6]) *E. Mach:* Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875. Vgl. auch *R. Bárányi, Z. Reich* und *J. Rothfeld:* Neurol. Zbl. Nr. 18 (1912).

Längsachse des Körpers und Kopfes gedreht, dann wälzt es sich, nachdem es aus dem Behälter genommen ist, um die gleiche Achse und in der gleichen Richtung weiter.

Abb. 292. Abb. 293. Abb. 294.

Normale Taube, Kompensationsstellungen des Kopfes bei verschiedenen anormalen Körperlagen. In Abb. 294 ist der Körper 90° aus der Horizontalen um die Längsachse gedreht.

Abb. 295. Abb. 296. Abb. 297.



Beiderseits labyrinthlose Taube. Fehlen der Kompensationseinstellungen des Kopfes bei anormalen Körperlagen.

Hält man ein Kaninchen in Bauchlage frei in die Luft, und dreht man sich dann z. B. nach rechts um seine eigene Achse, dann bemerkt

man, daß das Tier seinen Kopf während des Drehens nach links wendet[1]). Zuweilen tritt Kopfnystagmus mit der schnellen Komponente nach rechts auf. Dreht man sich nach links, dann erfolgt Kopfwendung nach rechts und Kopfnystagmus nach links. Wird der Kopf des Versuchstieres nach unten gehalten, und dreht man sich nach rechts, dann erfolgt während des Drehens eine Kopfdrehung nach links und ein Kopfnystagmus nach rechts. Dreht man sich nach links, dann ergeben sich die entsprechenden Einstellbewegungen nach der entgegengesetzten Seite als derjenigen beim vorher gehenden Versuch.

Wird das Tier in Seitenlage in der Luft gehalten, so macht es sofort Anstrengungen, um den Kopf in Normalstellung zu bringen. Wird der Kopf in Seitenlage gebracht (ohne ihn etwa zu fixieren!), dann wird er bei linker Seitenlage des Tieres, während die Person, die es hält, sich nach rechts dreht, gehoben und dann, wenn die Drehung nach links erfolgt, gesenkt. Die Richtung des Kopfnystagmus ist auch hier stets der Drehreaktion des Kopfes entgegengesetzt. In allen geschilderten Fällen besteht das Bestreben, dem Kopf seine ursprüngliche Lage, d. h. die Stellung in der Horizontalebene, zu bewahren. Sobald die Drehbewegung aufhört, stellen sich Kopfdrehreaktionen ein, die stets eine der während der Drehung sich herausbildenden Reaktion entgegengesetzte Richtung aufweisen[2]).

Es ist nun von sehr großer Bedeutung, daß sowohl die erwähnten Kopfbewegungen (Kopfdrehreaktionen), als auch die „Nachdreherscheinungen" ausbleiben, wenn beide Labyrinthe exstirpiert sind. Man muß übrigens bei allen derartigen Versuchen die Augen ausschalten! Somit war bewiesen, besonders, nachdem es auch glückte, bei manchen Tieren den gleichen Ausfall der erwähnten Reaktionen ohne operativen Eingriff hervorzurufen, indem mittels Einträufeln von Chloroform oder Kokain in den Gehörgang die Funktionen der Labyrinthsinnesorgane vorübergehend ausgeschaltet wurden[3]), daß diesen Sinnesstellen die Auslösung der erwähnten Kopfbewegungen zuzuschreiben ist. Es mußte nun noch festgestellt werden, ob bestimmte Sinnesorgane in Frage kommen — die Maculae oder Cristae oder beiderlei Sinnesapparate. Es gelang bei Meerschweinchen durch wiederholtes, kurzdauerndes, sehr rasches Zentrifugieren die Statolithen abzuschleudern[4]). Die Cristae blieben dabei unverändert. Als nunmehr die oben geschilderten Versuche an solchen Tieren wiederholt wurden, zeigte es sich, daß alle erwähnten Reaktionen von Seiten des Kopfes erhalten waren. Damit war bewiesen, daß die Drehreaktionen und -nachreaktionen auf Winkelbeschleunigung von den Cristae aus zur Auslösung kommen.

Es ergab sich nunmehr noch die Frage, ob alle Cristae gemeinsam bei jeder Drehrichtung beteiligt sind, oder aber ob bestimmte davon bei bestimmter Richtung der Drehung ansprechen. Das genaue Studium der Versuchsresultate hat ergeben, daß das letztere zutrifft. Wir müssen hier einfügen, daß die Erregung des in den Cristae vorhandenen Sinnesepithels in der folgenden Weise vor sich geht: Gehen wir von

---

[1]) Vgl. hierzu die Darstellung von *R. Magnus* und *A. de Kleyn:* im Handbuch der Neurologie des Ohres (herausg. von *G. Alexander* u. *O. Marburg*). **1**. 470. ff. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1924. — [2]) *J. Purkinje:* Med. Jahrb. **6**. 79 (1820). — *Breuer:* Med. Jahrb. Heft 1 (1874). — [3]) *C. E. Brown-Séquard:* C. r. de la soc. de. biol. **2**. (7) (1880). — *Ch. J. König:* Thèse de Paris. 1897. — [4]) *K. Wittmaack:* Verhandl. d. deutschen otol. Gesellsch. **18**. 510 (1909).

einer Ruhelage (z. B. der S. 597 geschilderten Normalhaltung) des Kopfes aus, und vollziehen wir dann eine Drehbewegung um eine bestimmte Achse, dann kommt es in bestimmten Bogengängen beider Labyrinthe zu einer Bewegung der Endolymphe[1]) — sei es nun, daß sie in bestimmter Richtung strömt oder aber als Ganzes in diesen verschoben wird[2]). In jedem Fall trifft die Bewegung die Cupula der in Frage kommenden Cristae und deformiert sie in bestimmter Weise und in einem je nach der Stärke des Stoßes verschiedenen Ausmaße. Das hat zur Folge, daß die Härchen der Sinnesepithelzellen aus ihrer Lage gebracht werden. Damit ist ganz offenbar der Erregungsvorgang in jenen Zellen eingeleitet. Es erfolgt auf der geschilderten Vestibularisbahn Weiterleitung der Erregung zum Kleinhirn. Von dort aus vollzieht sich die Übertragung auf die entsprechenden motorischen Bahnen. Bemerkt sei noch, daß die Erweiterung der Bogengänge, die sie in den Ampullen erfahren, im Sinne einer Abschwächung der Stoßwirkung der Endolymphe wirksam ist.

Die Endolymphe kann in den Bogengängen und damit in den Ampullen nach zwei Richtungen verschoben werden; einmal ampullopetal und dann ampullofugal. Es zeigte sich, daß das Ergebnis des Reizes in diesen beiden Fällen nicht das gleiche ist[3]), vielmehr hat eine ampullopetale Endolymphbewegung im horizontalen Bogengang einen erregenden und eine ampullofugale einen hemmenden Einfluß auf das Sinnesepithel der Crista. In den vertikalen Bogengängen ist es die letztere, die reizend wirkt, während die ampullopetale Bewegung der Endolymphe hemmenden Einfluß entfaltet. Ferner ist festgestellt, daß die zuletzt genannte Bewegung im horizontalen Bogengang eine viel stärkere Wirkung entfaltet als eine ampullofugale. Es konnte dieser Befund an Hand des folgenden Versuches erhoben werden: Es wurde ein linksseitig labyrinthloses Tier nach rechts gedreht. Es entstand während des Drehens im rechten horizontalen Bogengang eine ampullopetale Bewegung und nach erfolgtem Aufhören desselben eine ampullofugale. Es war nun die Kopfdrehreaktion während des Drehens ganz bedeutend stärker als die Nachdrehreaktion nach dessen Aufhören.

In besonders schöner Weise läßt sich der Einfluß der Drehrichtung auf den Erfolg bei dem folgenden Versuch erkennen[4]): Es wurde ein normales Meerschweinchen auf eine Drehscheibe gesetzt und gleichzeitig ein solches, bei dem auf der rechten und ein weiteres, bei dem auf der linken Seite das Labyrinth entfernt war. Schließlich wurde noch ein ganz labyrinthloses Tier hinzugegeben. Den Tieren wurde Futter vorgesetzt.

---

[1]) Vgl. hierzu *E. Mach:* l. c. S. 602, Zitat 6. — *J. Breuer:* Sitzungsbericht der Akad. der Wissensch. Wien, math.-physik. Kl. **112**. (3). 315 (1903). — *C. Biehl:* Die auswirkenden Kräfte im Vestibular-Apparat. Selbstverlag des Verf. Juni 1919. — *M. Maier* und *H. Lion: Pflügers* Arch. **187**. 47 (1921). — [2]) Vgl. hierzu *E. Mach:* l. c. S. 602, Zitat 6. — *Breuer:* l. c. S. 602, Zitat 1. — *Crum. A. Brown:* l. c. S. 597. — *M. Maier* und *H. Lion: Pflügers* Arch. **187**. 47 (1921). — *G. Rossi: Pflügers* Arch. **193**. 462 (1922). — Vgl. auch zum ganzen Problem: *T. Masuda: Pflügers* Arch. **197**. 1 (1922). — *F. Rohrer:* Schweiz. med. Wochenschr. Nr. 27 (1922). — *R. Schilling:* Arch. f. Ohrenh. **110**. 1 (1922). — *K. Wittmaack:* Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte. 1. Vers. 229. Nürnberg 1921. — *W. Gaede:* Arch. f. Ohren-, Hals- und Kehlkopfkrankh. **110**. 6 (1922). — *G. Schmaltz* und *G. Völger: Pflügers* Arch. **204**. 708 (1924). — *G. Schmaltz: Pflügers* Arch. **207**. 125 (1925); **208**. 424 (1925). — [3]) *J. Breuer:* Med. Jahrb. Heft 1 (1875). — *J. R. Ewald:* Physiol. Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Bergmann, Wiesbaden 1892; vgl. auch *Pflügers* Arch. **193**. 123 (1921). — [4]) *R. Dreyfuss: Pflügers* Arch. **81**. 621 (1900).

Sobald sie anfingen, zu fressen, wurde die Drehscheibe in Bewegung gesetzt. Das normale Tier stellte das Fressen in jedem Falle ein, ganz gleichgültig, nach welcher Seite gedreht wurde. Das labyrinthlose Meerschweinchen fraß unentwegt weiter. Das Drehen war ohne jeden Einfluß auf es. Das rechtsseitig labyrinthlose Tier fraß bei Rechtsdrehung, nicht aber bei Linksdrehung weiter. Jenes Meerschweinchen, welches das linke Labyrinth eingebüßt hatte, nahm bei Linksdrehung Futter auf und hörte auf zu fressen, sobald nach rechts gedreht wurde.

Bei Rechtsdrehung wird bei normalen Tieren die Kopfdrehreaktion im wesentlichen durch eine Reizung des rechten Labyrinthes herbeigeführt, während die Kopfdrehnachreaktion durch diejenige des linken Labyrinthes erfolgt. In jedem Falle verstärkt das Labyrinth der anderen Seite die erwähnten Reaktionen, jedoch nimmt dieses mit einem viel kleineren Anteil an ihrem Zustandekommen teil. Bei der Linksdrehung liegen die Verhältnisse natürlich umgekehrt.

Die Annahme, daß Endolymphbewegungen es sind, die zu einem Erregungsvorgang in den Cristae führen, konnte durch mehrere, an den Bogengängen selbst ausgeführte Eingriffe bestätigt werden. Mechanische, thermische und elektrische Reizung der Bogengänge führten zu den entsprechenden Kopfbewegungen[1]). Das gleiche war der Fall als mittels einer sinnreichen Einrichtung vom häutigen Bogengangskanal aus bald in der einen, bald in der anderen Richtung eine Bewegung seines Inhaltes herbeigeführt wurde[2]). Ausgeführt wurde der Versuch am rechten horizontalen Bogengang bei einer Taube. Wurde auf den Bogengang ein Druck ausgeübt, dann erfolgte eine Bewegung des Kopfes und der Augen nach links, und zwar genau in der Ebene des horizontalen Kanales. Wurde der Druck beseitigt, dann erfolgten entsprechende Bewegungen nach rechts. Von den vertikalen Bogengängen aus konnten gleichfalls die zu erwartenden Reaktionen ausgelöst werden.

Auf Grund der Vorstellung, daß „Endolymphstöße" es sind, die den Reiz darstellen, wird verständlich, weshalb die Winkelgeschwindigkeit als solche nicht wahrgenommen wird. Es sind vielmehr nur die positiven oder negativen Beschleunigungen, die zu einem Erfolg führen. Sobald die Geschwindigkeit konstant wird, erreicht die Endolymphe die gleiche Geschwindigkeit, wie die Wand des häutigen Bogengangskanals. Damit hört jede wirksame Beeinflussung der Cristae auf. Es tritt ein Ruhezustand ein. In dem Augenblicke, in dem die Geschwindigkeit verlangsamt oder vergrößert wird, kommt es wieder zu einer Bewegung der Endolymphe innerhalb der in Betracht kommenden Bogengänge. Das gleiche ist der Fall, wenn die Geschwindigkeit der Winkelbewegung zwar konstant ist, jedoch der Kopf in eine andere Stellung gebracht wird (vgl. hierzu S. 586), denn in dem gleichen Augenblick werden in den entsprechenden Bogengängen infolge ihrer Lageänderung Endolymphstöße zustande kommen. Hört die Drehung auf, dann erfolgt wiederum eine Bewegung der Endolymphe. Sie bleibt beim Aufhören der Bewegung nicht mit dem häutigen Labyrinth zugleich in der vorhandenen Stellung stehen, vielmehr wird sie sich infolge ihrer Trägheit in entgegengesetzer Richtung als bei Beginn der Bewegung gegen die Wand des Bogengangskanales verschieben.

[1]) *J. Breuer:* Wiener med. Jahrb. 72 (1874); 87 (1875); *Pflügers* Arch. **44**. 135 (1889); 48. 195 (1891); 68. 596 (1897). — [2]) *R. Ewald:* l. c. S. 605, Zitat 3.

Bemerkt sei noch, daß während der Drehung nicht nur Kopfdrehreaktionen erfolgen, vielmehr zeigen auch, wie S. 274 ff. ausführlich dargestellt worden ist, die Augen Drehreaktionen und Drehnystagmus. Ferner erfolgt bei diesen nach Aufhören der Drehung ebenfalls eine Nachreaktion in entgegengesetzter Richtung. Nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation gelingt es nicht mehr, die Augendrehreaktionen auszulösen, sobald die Mitwirkung der Augen ausgeschlossen wird, dagegen bleiben sie erhalten, wenn die Statolithenmembranen abgeschleudert werden. Außer durch mechanische läßt sich auch durch elektrische und thermische Einwirkungen auf das Labyrinth Nystagmus auslösen (vgl. hierzu S. 276 ff.) [1]). Es sind weiterhin Einflüsse vom Labyrinth, und zwar von den Cristae aus auf die Stellung der Extremitäten beobachtet worden, jedoch nicht bei allen Tieren [2]). Wird ein Affe in aufrechter Körperhaltung mit dem Kopf nach oben und dem Gesicht nach innen zu der Person, welche die Drehung durchführt, gerichtet, frei in der Luft gehalten und nun von ihr eine Drehbewegung vorgenommen, so erfolgt bei festgehaltenem Kopf (zur Verhinderung der Kopfdrehreaktion) eine Reaktion von Seiten der Muskeln der Extremitäten. So beobachtet man beim Drehen nach rechts (in der eben geschilderten Haltung des Affen) eine kräftige Abduktion des linken Armes, wobei der Ellbogen gestreckt wird, und die Hand eine Greifbewegung ausführt. Der rechte Arm wird gleichzeitig adduziert. Es greift somit das Tier mit beiden Armen nach seiner linken Seite. Gleichzeitig wird das linke Hinterbein abduziert, in der Hüfte gebeugt und im Kniegelenk gestreckt. Das rechte Hinterbein wird zugleich abduziert. Mit diesen Bewegungen ist eine kräftige Drehung des Beckens vergesellschaftet. Derartige Reaktionen, die auch bei Ausschluß des Lichtsinnes zustande kommen, bleiben bei labyrinthlosen Tieren aus. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß bei Reizung des Labyrinthes, z. B. durch Spülen des Ohres mit warmem oder kaltem Wasser eine Änderung der subjektiven Schwereempfindung der beiden Körperhälften auftritt [3]). Die eine scheint schwerer und die andere leichter zu werden. Fordert man die Versuchsperson auf, bei geschlossenen Augen die Arme horizontal auszustrecken, dann sinkt derjenige der subjektiv schwereren Seite herab und der andere steigt empor.

Lange Zeit hindurch war man der Meinung, daß zur Erregung der in den Cristae staticae vorhandenen Sinnesepithelzellen Endolymphströmungen oder doch -stöße erforderlich seien und auf keine andere Weise als vielleicht durch direkte Erregung mittels des galvanischen Stromes (die Art seines Einflusses und der Ort seiner Einwirkung sind übrigens noch strittig) entsprechende Reflexe zur Auslösung kommen könnten. Ein genaues Studium des Verhaltens von Tieren, bei denen die Statolithenmembranen abgeschleudert waren, bei Progressivbewegungen hat jedoch ergeben, daß auch durch solche eine Erregung der in den Ampullen eingelagerten Sinnesorgane möglich ist [4]). Um diesen Vorgang verstehen zu können, müssen wir uns des Umstandes erinnern, daß die Bogengänge mit ihrer

---

[1]) Vgl. insbesondere *Max Heinrich Fischer: Pflügers* Arch. **213** (1926). — [2]) *Dusser de Barenne:* Psychiatr. en neurol. bladen. 1918. — *R. Magnus: Pflügers* Arch. **193**. 396 (1922). — *Karl Grahe: Pflügers* Arch. **204**. 421 (1924). — [3]) *E. Wodak* und *M. H. Fischer:* Münch. med. Wochenschr. Nr. 6. 193 (1922); Z. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. **6**. 229 (1923). — [4]) *A. de Kleyn* und *R. Magnus: Pflügers* Arch. **186**. 39 (1921).

Endolymphe nicht in sich abgeschlossene, starre Gebilde darstellen, vielmehr ist das häutige Labyrinth von Perilymphe umgeben und durch zahlreiche Fäden und Membranen an dem knöchernen Labyrinth angeheftet. Der zwischen diesen befindliche perilymphatische Raum ist durch eine Grenzmembran von demjenigen der Schnecke und des Sacculus geschieden[1]). Ferner muß berücksichtigt werden, daß der perilymphatische Raum Beziehungen zum Mittelohr hat, und zwar durch die Grenzmembran und ferner durch die elastischen Membranen des runden und ovalen Fensters. Es ist somit ein Ausweichen der Perilymphe bei Verschiebung von solcher möglich. Auch die Endolymphe ist nicht in einem starren Raum festgehalten, vielmehr steht der endolymphatische Raum durch den Ductus endolymphaticus mit dem Sacculus endolymphaticus in der Schädelhöhle in Verbindung.

Die Annahme, daß die Sinnesorgane der Ampullen bei Progressivbewegungen eine Rolle spielen, stützt sich auf Beobachtungen der folgenden Art[2]). Es wird z. B. ein Meerschweinchen auf ein Brett, das in horizontaler Lage gehalten wird, gesetzt. Wird dieses nun vertikal nach oben bewegt, dann werden bei Beginn der Bewegung die Vorderbeine stärker gebeugt. Gleichzeitig nähert sich der Kopf der Unterlage. Hört die Bewegung auf, dann erfolgt eine starke tonische Streckung der Vorderbeine unter Hebung des Vorderkörpers. Der Kopf wird dabei oft dorsalwärts gebeugt. Auch die Hinterbeine strecken sich, so daß das Tier schließlich auf den tonisch gestreckten vier Beinen steht. Wird das Brett vertikal nach unten bewegt, dann erfolgen entgegengesetzte Reaktionen, d. h. es werden die Beine und vor allem die vorderen bei Beginn der Bewegung unter Hebung des Vorderkörpers gestreckt und nach ihrem Aufhören gebeugt. Es vergeht einige Zeit, bis das Tier wieder in die normale Ruhestellung übergeht. Es ist die Änderung der Bewegung und nicht diese als solche, die zu den erwähnten Reaktionen führt. Sie erfolgen auch dann, wenn der Kopf festgehalten wird, und die Augen verdeckt sind. Nach Labyrinthexstirpation unterbleiben sie. *Magnus* bezeichnet die geschilderten Reflexbewegungen als Liftreaktion. Es ist weiterhin beobachtet worden, daß Meerschweinchen, wenn sie unter den Achseln so aufgehängt werden, daß der Kopf sich in Normalstellung befindet und die hinteren Beine frei herabhängen, bei der geringsten Bewegung nach unten ein Spreizen der Zehen der Hinterpfoten zeigen[3]). Nach Labyrinthexstirpation kommt die genannte Reaktion nicht mehr zustande. Weiterhin beobachtet man, daß, wenn ein Meerschweinchen am Becken in Hängelage mit dem Kopf nach unten gehalten wird — der letztere wird infolge des Labyrinthstellreflexes dorsalwärts gebeugt —, bei einer Bewegung vertikal nach unten die Vorderbeine im Schultergelenk nach vorne bewegt werden. Die vorderen Extremitäten werden als Ganzes gestreckt. Diese Reaktion ist Einstellung auf Sprungbereitschaft genannt worden, weil die ganze Stellung der vorderen Extremitäten dazu angetan ist, beim Sprung nach unten das Gewicht des Körpers aufzufangen. Auch bei Kindern ist der zuletzt genannte Reflex festgestellt. Wird ein Kind um den Leib gefaßt frei in die Luft gehalten und dann schnell

[1]) *H. M. de Burlet:* Anat. Anz. **53**. 302 (1920). — [2]) Vgl. hierzu *N. Ach: Pflüger*s Arch. **86**. 122 (1901). — *W. Mulder:* Diss. Utrecht (1908). — *A. de Kleyn* u. *R. Magnus: Pflüger*s Arch. **186**. 39 (1921). — Vgl. auch *A. Fleisch: Pflüger*s Arch. **195**. 499 (1922). — [3]) Vgl. *T. G. Brown:* Quart. j. of experim. physiol. **3**. 139 (1910).

nach unten bewegt, dann erfolgt Streckung der Arme und Spreizen der Finger[1]). Ferner läßt sich bei Kindern vom 6. Monat an auch die Liftreaktion nachweisen.

Wenn nun auch gezeigt werden konnte, daß Änderungen in der Geschwindigkeit von Progressivbewegungen bei Außerfunktionssetzung des Statolithenapparates Bewegungen im Anschluß an Tonusänderungen auslösen, so ist damit noch nicht gesagt, daß unter normalen Verhältnissen, d. h. bei voller Funktion der in den Maculae staticae enthaltenen Sinnesorgane, nicht auch diese dabei mitwirken. Wesentlich ist, daß die in den Ampullen befindlichen Sinnesorgane dann in Erregung versetzt werden, wenn es zu einer Deformation der Cupula der Cristae staticae und damit des Härchenapparates der Sinnesepithelzellen kommt. In überwiegendem Maße sind es Drehbewegungen, die zur Auslösung einer Erregung führen. Die Folge ist eine Beeinflussung bestimmter quergestreifter Muskeln. Ihr Tonus wird verändert. Darüber hinaus kommt es zu Bewegungsvorgängen. Sie zeigen sich am auffälligsten an Einstellungsbewegungen des Kopfes und der Augen. Es werden jedoch auch die Extremitäten in ihrer Stellung beeinflußt. Alle diese Vorgänge vollziehen sich unausgesetzt, ohne daß das Bewußtsein beteiligt zu sein braucht. Es handelt sich um reflektorische Vorgänge, um Selbstregulationen.

Wir haben nun schon S. 585 einer Reihe von Beobachtungen gedacht, die beweisen, daß der Bogengangsapparat bei uns die gleiche Bedeutung hat, wie bei jenen Tierarten, die über die gleichen Einrichtungen verfügen. Über Drehbewegungsempfindungen gesteigert bis zu Erscheinungen des Schwindels haben wir bereits S. 585 berichtet, ebenso über die Scheinbewegung der Umgebung, wenn bei offenen Augen mit ausreichender Geschwindigkeit Umdrehungen des Körpers stattfinden und über die Scheindrehung des eigenen Körpers, wenn während der letzteren die Mitwirkung der Augen ausgeschlossen ist. Die Reizschwelle für die Drehempfindung wurde mittels einer elektrisch angetriebenen Drehscheibe festgestellt. Im Mittel wurde eine Drehgeschwindigkeit von $1^0\,36'$ wahrgenommen, sofern diese in höchstens $^1/_{45}$ Sekunde erreicht wurde[2]). Wir haben ferner bereits erfahren, daß bei Fortsetzung einer gleichmäßigen Drehung die Drehempfindung erlischt. Es handelt sich dabei nicht um einen erregungslosen Zustand des Sinnesepithels der Cristae, vielmehr um deren Einstellung (Adaptation) auf ein bestimmtes „Erregungsgleichgewicht", von dem aus jede Änderung der Winkelgeschwindigkeit sofort wieder zur Auslösung einer Empfindung führt. Wird im Adaptationszustand der Kopf in seiner Stellung verändert, dann tritt nur dann eine Drehempfindung auf, wenn die Lageänderung mit einer ausreichenden Schnelligkeit erfolgt. Genauer geprüft sind jene Vorgänge, die nach Aufhören der Drehung auftreten[3]). So beobachtet man, wenn man sich mit geschlossenen Augen zehnmal auf einem Drehstuhl bei einer Neigung des Kopfes um 15^0 nach vorne — wobei die horizontalen Bogengänge annähernd horizontal stehen — während etwa 10 Sekunden drehen läßt, bei plötzlichem

[1]) *Schaltenbrand:* Deutsche Z. f. Nervenh. **87**. 30 (1925). — [2]) Vgl. *A. van Rossem:* Onderzoek. physiol. laborat. Utrechtsche Hoogeschool. (5). **9**. 151 (1908). — *W. Mulder:* Proofschrift. Utrecht. 1908. — [3]) *Max Heinrich Fischer* und *Ernst Wodak:* Z. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. **3**. 198 (1922). — *E. Wodak* und *M. H. Fischer:* Monatsschr. f. Ohrenheilk. **58**. 1 (1924); *Pflügers* Arch. **213** (1926).

Anhalten der Drehbewegung 6—10 Gegendrehungen. Nach einigen Sekunden tritt dann die Empfindung einer der ursprünglichen Drehrichtung entsprechenden Drehung auf. Wieder folgt ein Zustand einer eigenartigen Behinderung, d. h. man hat eine Drehempfindung und bleibt trotzdem mit dem Vorstellungsraum an der gleichen Stelle. Es schließt sich nach einer solchen Phase immer eine der vorausgehenden Drehempfindung entgegengesetzte an, d. h. es zeigen die einer Drehung der oben genannten Art folgenden Nachempfindungen einen rhythmischen Ablauf. Ihre Dauer umfaßt etwa 15 Minuten. Während ihres Verlaufes werden sie immer schwächer, ferner werden die „Pausen", d. h. die Perioden subjektiver Ruhe, länger. Die Drehnachempfindungen werden in ihren Erscheinungen durch verschiedene Momente beeinflußt. So beobachtet man nach kurzen Drehungen (bis zu etwa 200°) keine der den Reiz auslösenden Drehung entgegengesetzte Drehnachempfindung, während die anderen, oben geschilderten Erscheinungen zu beobachten sind. Es beruht dies offenbar darauf, daß die beiden Erregungsvorgänge, die beim Beginn und beim Aufhören der Drehung zur Auslösung kommen, sich gegenseitig „auslöschen". Sie folgen sich rasch und sind quantitativ ziemlich gleichwertig. Der Umstand, daß die übrigen Drehnachempfindungen zustande kommen, weist darauf hin, daß sie zentral und nicht peripher ausgelöst werden [1]).

Außer den schon wiederholt geschilderten Einflüssen der Drehbewegung auf die Augen (Dreh- und Drehnachnystagmus, vgl. S. 274 und S. 587) sind Kopfdreh- und Kopfneigungsreflexe beobachtet. Sie sind am regelmäßigsten bei Säuglingen zu beobachten [2]). Sie zeigen während der Drehung eine dieser entgegengesetzte langsame Bewegung des Kopfes. Bei erwachsenen Personen ist die Drehbewegung des Kopfes weniger ausgesprochen [3]).

Von großer praktischer Bedeutung sind Beeinflussungen der Bewegungen der Arme vom Labyrinthe aus geworden. Wird bei einer normalen Person durch Drehung bei aufrechter Kopfstellung ein Horizontalnystagmus nach rechts hervorgerufen, dann weicht bei dem Bestreben, z. B. den rechten Arm geradeaus zu halten, dieser beständig nach links ab [4]). Zeigt man der Versuchsperson einen Gegenstand, und läßt man sie dann bei geschlossenen Augen mit dem ausgestreckten Finger auf ihn zeigen, so ergibt sich unter gewöhnlichen Verhältnissen eine große Sicherheit in der Einhaltung der Richtung. Wird nun durch Drehbewegung z. B. ein horizontaler Nystagmus nach rechts hervorgerufen, dann zeigt die Versuchsperson bei Wiederholung des genannten Versuches weit nach links vorbei. Neigt die Versuchsperson den Kopf auf die rechte Schulter, dann erfolgt Vorbeizeigen nach oben. Ein genaues Studium des „Vorbeizeigens" hat ergeben, daß ihm sehr komplizierte Vorgänge zugrunde liegen [5]). Für uns

[1]) Vgl. *H. Abels:* Z. f. Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane. **45**. 85 (1907). — [2]) *Bartels:* Archiv für Ophthalmol. **77**. 78 (1910). — *Alexander:* Z. f. Sinnesphysiologie. **45**. 154 (1911). — *Schur:* Z. f. Kinderheikl. **32**. 227 (1922). — *Voss:* Folia oto-laryngol. **24**. 16 (1925). — [3]) *Bárány:* Wiener klin. Wochenschr. Nr. 15 (1913). — *Borries:* Arch. f. Ohrenheilkunde. **108**. 127 (1923). — *Kragh:* Acta oto-laryngol. **4**. 209 (1922). — [4]) Vgl. *R. Bárány:* Physiologie und Pathol. des Bogengangsapparates beim Menschen. Wien 1907; Act. oto-laryngol. **7**. 139 (1925). — [5]) Vgl. u. a. *Seng:* Zbl. f. Ohrenheilk. **19**. 57 (1921). — *Mittelmann: Pflüger*s Arch. **196**. 531 (1922). — *E. Wodak* u. *M. H. Fischer:* Monatsschr. f. Ohrenheilk. **58**. 404 (1924). — *Zingerle:* Klin. Wochenschr. **3**. 1845 (1924). — *K. Goldstein* und *W. Riese:* Monatsschr, f. Ohrenheilk. u. Laryngo-

ist von größter Bedeutung, daß vom Labyrinth aus Einflüsse auf den Tonus der Armmuskulatur nachweisbar sind. Ferner ist von großem Interesse, daß die Stellung des Kopfes[1]), ja auch der Augen[2]) auf jenen einwirken. Darüber hinaus hat man immer mehr erkannt, daß jede Bewegung eines Gliedes „induzierte" Tonusänderungen in Muskelgebieten anderer Glieder zur Folge hat[3]).

Schließlich sei noch der Einflüsse der Drehbewegung auf die Stellung des Körpers gedacht. Es ist ein Körperdreh- und ein Körperneigungsreflex unterschieden worden[4]). Während der Drehung — die Versuchsperson befindet sich in aufrechter Stellung auf einer Drehscheibe — erfolgt eine Neigung und Drehung des Körpers entgegengesetzt der Drehrichtung. Nach Abbrechen der Drehbewegung stellen sich die gleichen Reflexe in umgekehrter Auswirkung ein. Sowohl während der Drehbewegung als nach dieser kommt es, falls keine Gegenmaßnahmen ergriffen werden, zum Umfallen. Geht die Versuchsperson im Anschluß an Drehbewegungen, dann zeigt sich ein charakteristisches Abweichen in der Richtung[5]).

Es verbleibt nun noch, für jeden einzelnen beim Menschen erhobenen Befund, der in Beziehung zu Vorgängen steht, die vom Labyrinth und insbesondere von den in den Cristae staticae eingeschlossenen Sinnesepithelien ausgehen, das entsprechende Geschehen bei Tieren zum Vergleich heranzuziehen und ferner die zugehörigen Reflexbahnen und vor allem Reflexzentren sicher zu stellen. Was die erstere Aufgabe anbetrifft, so fällt ihre Lösung in den wesentlichsten Punkten nicht schwer, haben wir doch bei der Schilderung von an Tieren ausgeführten Versuchen Einflüsse von Drehbewegungen auf die Augen, den Kopf usw. festgestellt, und die dabei in Frage kommenden Nervenbahnen kennen gelernt. Schwieriger ist die Sicherung der für das zentrale Geschehen erforderlichen Beziehungen zu bestimmten Zentren. Hier sind wir noch vielfach auf Analogieschlüsse auf Grund von an Tieren gemachten Beobachtungen angewiesen.

Einer Erklärung bedarf noch das Phänomen des Schwindels[6]), das sich bei allen Reizen des Labyrinthes einstellen kann. Schwindel-

---

Rhinol. **58**. Heft 10 (1924). — *S. Erben:* Monatsschr. f. Ohrenheilk. **59**. 419 (1925). — *E. Wodak:* Ebenda. **59**. 257 (1925). — Vgl. weitere Beobachtungen und Literatur bei *K. Grahe:* Handbuch der normalen und pathol. Physiologie (herausgeg. von A. Bethe, G. v. Bergmann, G. Embden und A. Ellinger). **11**. 941 (1926). — [1]) *Goldstein* u. *Riese:* Klin. Wochenschr. **2**. 1201, 2338 (1923). — *K. Goldstein:* Acta oto-laryngol. **7**. 13 (1924); Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Nervenärzte. S. 280. 15. Jahresvers., Cassel 1925. F. C. W. Vogel, Leipzig 1926. — [2]) Vgl. *Reinhold:* Jahrb. f. Psychiatr. u. Neurol. **35**. 145 (1914). — *M. H. Fischer:* Wiener klin. Wochenschr. 1169 (1924). — *Scász:* Z. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. **3**. 229 (1922). — *Güttich:* Folia oto-laryng. **24**. 372 (1925). — [3]) *Kiss:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **65**. 68 (1921). — *Bárány:* Acta oto-laryngol. **4**. 94 (1922). — *O. Müller:* Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **78**. 325 (1923). — [4]) *Fischer* und *Wodak: Pflügers* Arch. **202**. 523 (1924); Z. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. **10**. 394 (1924). — Vgl. auch *Bárány:* Acta oto-laryngol. **4**. 73 (1922). — *Goldstein* und *Riese:* Klin. Wochenschr. **2**. 1201 (1923). — *Zingerle:* Ebenda. **3**. 1845 (1924). — *Kragh:* Acta oto-laryngol. **6**. 178 (1924). — [5]) *Kreidl* und *Gatscher:* Monatsschr. f. Ohrenheilk. und Laryng.-Rhinol. **57**. 874 (1923). — *P. de Haan*: Nederl. tijdsch. v. geneesk. **69**. 1238 (1925). — [6]) *Hitzig:* Der Schwindel. 2. Aufl. (bearbeitet von *Ewald* und *Wollenberg*) in *Nothnagels* Handbuch. **12**. Hölder, Wien 1911. — *Rudolf Leidler:* Monatsschr. f. Ohrenheilkunde. **55**. 144 (1921); ferner im Handbuch der Neurologie des Ohres (herausg. von *Alexander* und *Marburg*). **1**. 553. Urban & Schwarzenberg. Berlin-Wien 1924.

gefühl läßt sich übrigens auch von anderen Sinnesorganen aus hervorrufen. Es tritt immer dann in Erscheinung, wenn eine Unstimmigkeit zwischen den von verschiedenen Sinnesorganen ausgelösten Empfindungen und den durch sie bedingten Vorstellungen vorhanden ist. Wird z. B. einer Versuchsperson durch von ihr nicht erkanntes Drehen eines großen Spiegels eine Bewegung ihres Körpers vorgetäuscht, dann tritt „Gesichtsschwindel" auf, und zwar deshalb, weil der Lichtsinn eine Bewegung „meldet", während von den Fußsohlen aus die Empfindung festen Stehens vermittelt wird. Die vom Labyrinth aus ausgelösten Schwindelgefühle sind gleichfalls auf einen Widerstreit von Bewegungs- und Lagevorstellungen zurückzuführen — vermittelt durch die entsprechenden Empfindungen[1]). Es ist der Versuch unternommen worden, für das Zustandekommen des Schwindelgefühles mit allen seinen Auswirkungen, die bekanntlich zu Übelkeit und Erbrechen führen können, einen einheitlichen Ausgangspunkt festzustellen. Dieser wird in der stets vorhandenen Beteiligung der von den Labyrinthsinnesorganen auslösbaren Reflexe vermutet. Ist z. B. primär der Lichtsinn beteiligt, so wird angenommen, daß vom Augenmuskelapparat aus ein Einfluß auf Zentren erfolgt, die in Beziehung zu jenen Sinnesorganen stehen. Wir wissen ja (vgl. S. 276ff.), daß von ihnen aus Augenbewegungen vermittelt werden. Die gleiche Bahn soll umgekehrt von den Augenmuskeln aus Reflexzentren des N. vestibularis beeinflussen[2]). Es dürften vor allem auch vom Labyrinth aus bewirkte Beeinflussungen des Muskeltonus des gesamten Körpers bei Fehlurteilen über die Stellung des Körpers oder einzelner seiner Teile eine bedeutsame Rolle spielen[3]).

Von größter Bedeutung für das Auftreten bestimmter Schwindelerscheinungen ist die Beziehung des Vestibularisgebietes zum Gebiet des N. sympathicus und parasympathicus. So ist ein Einfluß vom Vestibularapparat aus auf die Pupillenweite[4]), ferner auf die Bewegungen des Magendarmkanals[5]) (Vergrößerung der Amplitude der Pendelbewegungen, Steigerung des Tonus der Dünndarmmuskulatur) festgestellt. Ferner konnte gezeigt werden, daß Labyrinthreizung zu einem Abfallen des Blutdruckes führt[6]). Die erwähnte Blutdrucksenkung hat ein Absinken des Liquordruckes zur Folge[7]). Diese wiederum steht in Beziehung zur vorhandenen Anämie des Gehirnes. Gewiß ist diese letztere von Einfluß auf einzelne Erscheinungen des Schwindels. Es ist geglückt, nachzuweisen, daß der N. vestibularis über den Nucleus triangularis auf das rhombencephale Vasomotorenzentrum der gleichen und der entgegengesetzten Seite einwirkt.

---

[1]) *Güttich*: Med. Klinik. **19**. 1109 (1923). — *Kobrak:* Klinische Wochenschrift. **3**. 195 (1924). — *Ebbinghaus:* Grundzüge der Psychologie. 3. Aufl. **1**. 410 ff. — [2]) Vgl. *Rudolf Leidler:* l. c. S. 611, Zitat 6. — Vgl. ferner *A. Pick:* Z. f. d. ges. Neurologie. u. Psychiatrie. **56**. 213 (1920). — [3]) *K. Allers:* Monatsschr. f. Psychiatr. u. Neurol. **26** (1909). — [4]) *E. Wodak* und *M. H. Fischer: Passow-Schäfer*s Beiträge. **19**. 15 (1922); vgl. auch *E. A. Spiegel:* Arbeiten aus dem neurol. Institut der Univ. Wien. **25**. Heft 2/3 (1923). — [5]) *Th. D. Démétriades* und *E. A. Spiegel:* Monatsschr. f. Ohrenheilk. **58**. Heft 1 (1924). — [6]) *E. A. Spiegel* und *Th. D. Démétriades: Pflüger*s Arch. **196**. 185 (1922). — [7]) *Th. D. Démétriades* und *E. A. Spiegel:* Z. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. **10**. 133 (1924); *Pflüger*s Arch. **205**. 328 (1924).

Vorlesung 24.

Funktionen der im Labyrinth eingeschlossenen Sinnesorgane.

(Fortsetzung.)

Von den Maculae staticae aus eingeleitete Vorgänge. Reflexe, welche die Augen-, Kopf- und Körperstellung beherrschen.

Es verbleibt uns nunmehr noch die Bedeutung der in den Maculae staticae eingeschlossenen Sinnesorgane, die einerseits den beiden Utriculi und andererseits den beiden Sacculi angehören, zu ergründen. Auch hier können wir an bereits Besprochenes anschließen. Wir haben erfahren, daß vom Labyrinth aus die Augenstellung beeinflußt wird, und zwar hoben wir kurz hervor, daß von der Macula des Sacculus ausgehende Erregungen maßgebend sind (vgl. S. 281). Ferner stießen wir auf die überraschende Beobachtung, daß auch von der Halsgegend aus bei Veränderung der Lage des Kopfes zum Rumpfe ein Einfluß auf die Stellung der Augen ausgeübt wird. Es gehört zu jeder Lage des Kopfes im Raume eine bestimmte Augenstellung. Geregelt wird die letztere einerseits von der Sacculus-Macula und andererseits vom Halse aus. Im letzteren Fall kommt es zu einer Erregung von Sinnesorganen, die in der Halshaut und ferner in tieferen Geweben, vor allem in den Muskeln, eingebettet sind.

Wir wollen hier anknüpfen. Wir betreten ein Gebiet der Forschung, das nach verschiedenen Richtungen hin große Schwierigkeiten in der Deutung der Versuchsergebnisse darbietet, vor allem deshalb, weil an dem einzelnen Vorgang mehrere Sinnesorgane in kombinierter Zusammenarbeit beteiligt sind. Wir haben ihrer zum größten Teil schon gedacht, als wir uns seiner Zeit (vgl. S. 550ff.) über die Vermittlung von Lage- und Bewegungsempfindungen unterhielten. Wir gedachten der großen Bedeutung des Licht- und Drucksinnes. Vor allen Dingen beschäftigten wir uns eingehend mit der Bedeutung jener Erregungen, die von Sinnesorganen ausgehen, die in Muskeln, Sehnen, Faszien eingelagert sind. Wir sprachen von propriozeptiven Reizen, d. h. von solchen, die je nach dem Spannungszustand der Muskeln bedingt sind. Wir folgten der Bahn, die von den ausgelösten Erregungen zurückgelegt wird und stellten fest, daß Beziehungen zum Wurm des Kleinhirns vorhanden sind. Unsere Aufgabe ist es nun, an Hand der vor allen Dingen von *R. Magnus* und *A. de Kleyn*[1]) an

[1]) *R. Magnus:* Körperstellung. Julius Springer, Berlin 1924. Hier findet sich eine ausführliche Darstellung des ganzen Forschungsgebietes. Zahlreicher Literaturangaben.

Hand sorgsam durchdachter Versuche erhaltenen Befunde die Bedeutung der von den Maculae ausgehenden Erregungen für ein bestimmtes Geschehen im Organismus herauszusondern und die Frage zu beantworten, ob der Utriculus-Macula und der Sacculus-Macula besondere Aufgaben zufallen.

Wir haben seiner Zeit bei der Besprechung der Funktionen des sympathischen und parasympathischen Nervensystems hervorgehoben, welch große Anzahl von für unser ganzes Dasein grundlegenden Funktionen beständig zur Durchführung kommt, ohne daß unser Bewußtsein davon Kunde erhält. Gleichzeitig betonten wir, daß es nicht berechtigt sei, die erwähnten Nervensysteme scharf gegen das spinale und zerebrale abzugrenzen. Wir begegneten mannigfachen Beziehungen zwischen allen diesen Nervensystemen. Wir werden nunmehr nochmals an Hand eines besonders großen Gebietes erfahren, welch gewaltige Bedeutung Reflexvorgänge, die von spinalen und zerebralen Nervenbahnen vermittelt werden, im Dienste zahlreicher Selbststeuerungen für den Organismus haben. Wird bei einem Hunde das Rückenmark im mittleren Brustteil durchtrennt, dann bemerkt man, daß nach einiger Zeit (manchmal schon nach einer Stunde) vom Hinterkörper ganz verwickelte Bewegungen ausgeführt werden[1]). Läßt man die Beine in senkrechter Lage des Tieres herunterhängen, oder hält man es am Kopf und am Schwanz in horizontaler Stellung, dann zeigen jene rhythmische und koordinierte Laufbewegungen. Übt man — z. B. durch Einstechen einer Nadel, durch Kneifen usw. — einen Reiz aus, dann werden jene Bewegungsvorgänge gehemmt. Kneift man eine Pfote, dann wird das zugehörige Bein gebeugt, und so jene dem Reiz entzogen. Zugleich erfolgt Streckung des anderen Beines. Durch Reizung der Bauchhaut läßt sich koordiniertes Kratzen auslösen. Reizung der Mastdarmschleimhaut hat zur Folge, daß die Hinterbeine die zur Abgabe von Kot erforderliche Stellung einnehmen. Der Schwanz wird gehoben. Wir erkennen aus dieser Darlegung, daß auch dann, wenn ein Körperteil dem Einfluß höherer Nervengebiete entzogen ist, noch eine große Anzahl koordinierter Bewegungen zur Auslösung kommt.

Bemerkenswert ist, daß die vom Zentralnervensystem nicht mehr beeinflußbare Muskulatur einen bestimmten Tonus aufweist. Es rührt dies daher, daß fortwährend von ihr selbst aus Erregungen zentralwärts nach dem Rückenmark laufen. Von hier aus erfolgt dann eine entsprechende Beeinflussung der Muskelzellen mittels der zugehörigen motorischen Nervenbahnen. Der Tonus der Muskulatur reicht jedoch nicht aus, um den Körper zu tragen. Erscheinungen ganz anderer Art treten auf, wenn die Medulla oblongata in Zusammenhang mit dem Rückenmark gelassen wird. Es folgt einer Scheidung von Medulla-Rückenmark und höher gelegenen Teilen des Nervensystems ein Zustand, der Enthirnungsstarre genannt worden ist[2]). Die operierten Tiere lassen sich auf die gestreckten, steifen Beine stellen. Bringt man sie aus dem Gleichgewicht, dann fallen sie um. Weder ist eine Gegenreaktion gegen Gleichgewicht-

[1]) *F. Goltz* u. *Freusberg: Pflügers* Arch. 8. 460 (1874). — *C. S. Sherrington:* The integrative action of the nervous system. London 1906. — Vgl. auch Beobachtungen an „Thalamuskatzen“: *Georg Schaltenbrand* und *Otto Girndt: Pflügers* Arch. **209**. 333 (1925). — [2]) *Sherrington:* J. of physiol. **22**. 327 (1898); **40**. 28 (1910).

störungen möglich, noch können sich die Tiere aktiv erheben. Die genauere Untersuchung des ganzen Zustandes hat ergeben, daß alle jene Muskeln, deren Aufgabe es ist, der Schwerkraft entgegen zu wirken, einen stark erhöhten Tonus aufweisen, während die übrige Skelettmuskulatur im Gegenteil einen herabgesetzten Tonus besitzt. Es sind die Streckmuskeln der Extremitäten, die Heber des Nackens, die Strecker des Rückens, die Heber des Schwanzes und des Unterkiefers, die sich im erhöhten Tonuszustand befinden. Auch beim Menschen ist Enthirnungsstarre beobachtet[1]). Stets fanden sich Veränderungen im Mittelhirn unter Einbeziehung des Gebietes des roten Kernes bzw. der rubro-spinalen Bahn.

Der Befund der Enthirnungsstarre ist von größtem Interesse. Wir erkennen, daß der Tonus der Muskulatur zentralen Einflüssen untersteht. Man denkt unwillkürlich an Zentren, denen unter normalen Verhältnissen von den Muskeln selbst aus Erregungen, die ihre Entstehung propriozeptiven Reizen verdanken, zugeleitet werden. Beläßt man dem Tier das gesamte Mittelhirn, dann bleibt der Tonus der Muskulatur in normalen Grenzen. Es kann aktiv stehen, d. h. das Gleichgewicht ausbalancieren. Ferner kann es sich aus der liegenden Lage erheben. Aus allen möglichen Stellungen heraus wird reflektorisch die Grundstellung aufgesucht. Das Tier kann laufen und springen. Gegenüber einem Tier mit Großhirn unterscheidet es sich in der Hauptsache nur dadurch, daß ihm der Antrieb zu Bewegungen fehlt. Dieser muß durch von außen angebrachte Reize ersetzt werden.

Wir kommen nun ganz von selbst zu der Frage, ob wir bereits aller jener Einrichtungen gedacht haben, welche die Aufrechterhaltung der Körperstellung und des Körpergleichgewichtes bedingen. Genügen die erwähnten von den Muskeln ausgehenden propriozeptiven Reize, oder sind noch weitere „Sicherungen" gegeben? Betrachten wir zunächst den in Ruhe befindlichen Körper. Man nennt jene Reflexe, die Körperstellung und Gleichgewicht beim ruhigen Liegen, Stehen und Sitzen gewährleisten statische. Stato-kinetische werden solche Reflexvorgänge genannt[2]), die bei aktiven und passiven Bewegungen der Erhaltung des Gleichgewichtes dienen. Weiterhin sind Stellreflexe als ein besonderer Teil der Lagereflexe unterschieden worden. Es sind dies Reflexvorgänge, die es dem Organismus ermöglichen, aus den verschiedensten abnormen Lagen die Normalstellung einzunehmen. Diese wird durch die Steh- und Haltungsreflexe festgehalten.

Betrachten wir zunächst das Verhalten von Tieren, bei denen das Großhirn entfernt ist. Es zeigt sich, daß die Haltung des Körpers und die Spannungsverteilung in der gesamten Körpermuskulatur dadurch beeinflußbar ist, daß man dem Kopf eine bestimmte Stellung gibt. Dabei ist einmal die Lage des Kopfes im Raume und ferner diejenige zum Körper verändert[3]). Es galt nun zunächst, die in Frage kommenden Reizauslösungsstellen, nämlich Labyrinth und Halsgegend, getrennt zu betrachten. Zu diesem Zwecke wurde die Lage des Kopfes zum Körper

[1]) Vgl. *Gordon Holmes:* Brain. **27**. 327 (1914). — *V. Turner:* Brit. j. of children diseases. **13**. 261 (1916). — *S. A. Kinnier Wilson:* Brain. **45**. 220 (1922). — *F. M. R. Walshe:* Lancet. **205**. 644 (1923). — [2]) *R. Magnus:* Körperstellung. l. c. S. 613. — [3]) *R. Magnus* und *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **147**. 403 (1912). — *W. Weiland:* Ebenda. **147**. 1 (1912). — *R. Magnus: Pflügers* Arch. **193**. 396 (1922).

fixiert. Es ergab sich, daß bei verschiedener Stellung des Tieres, z. B. bei Katzen, — Bauchlage bis Rückenlage mit allen Zwischenstellungen — in zwei Lagen Maxima des Muskeltonus im positiven und negativen Sinn erhalten werden, und zwar zeigte sich in Rückenlage der höchste und in Bauchlage der geringste Tonus der Streckmuskeln der vier Extremitäten. Ohne Zweifel war bei der genannten Versuchsanordnung für die Regelung des Tonus einzig und allein die Stellung des Kopfes im Raume maßgebend, war doch jede Veränderung der Lage desselben zum Rumpf ausgeschlossen. Bei allen Zwischenlagen des Kopfes im Raume finden wir einen Tonus, der zwischen dem Maximum und dem Minimum gelegen ist. In den Abb. 298—299 [1]) ist eine enthirnte Katze dargestellt, bei der Körper und Hals mittels eines Gipsverbandes festgelegt waren. Um das Verhalten der Vorderbeine deutlich kenntlich zu machen, sind an den Pfoten Gummibänder angebracht. Sie sind außerdem an den Hals des Tieres geführt. In Abb. 298 ist das Versuchstier frei im Raume schwebend mit dem Bauch nach unten dargestellt. Der Tonus der Vorderbeine ist gering. Der Ellbogenwinkel beträgt etwa 100°. Das Gummiband ist dem geringen

Abb. 298.

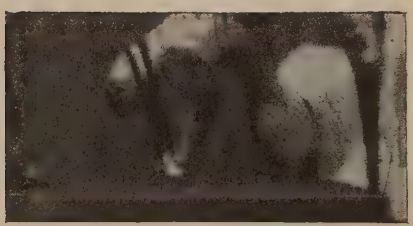


Abb. 299.

Tonus der Streckmuskulatur entsprechend wenig gespannt. Wird nun das Tier in Rückenlage gebracht, dann erfolgt nach ganz kurzer Zeit eine langsame kräftige Streckung der Vorderbeine (vgl. Abb. 299). Es ist nun von größter Bedeutung, daß die geschilderte Beeinflussung des Tonus ausbleibt, wenn das Labyrinth beiderseits entfernt ist.

Es blieb nun noch zu entscheiden, ob die Cristae oder Maculae an der erwähnten Tonuseinstellung beteiligt sind. Es zeigte sich, daß nach Abschleuderung der Statolithenmembrane die Tonusbeeinflussung vom Labyrinth aus aufgehoben ist [2]). Somit ist diese auf die Funktion der Maculae staticae zurückzuführen. Weitere Forschungen waren darauf gerichtet, herauszubekommen, ob die Utriculus-Macula und die Sacculus-Macula gemeinsam an der erwähnten Tonusbeeinflussung beteiligt sind oder aber, ob eine davon allein in Frage kommt. Es ist leider nicht möglich, die eine oder andere Macula ohne Nebenverletzungen zu entfernen. Es gelang jedoch auf dem Wege der folgenden Überlegung es im höchsten Grade wahrscheinlich zu machen, daß die Utriculus-Macula für die Ausbildung

[1]) Entnommen: *R. Magnus* und *A. de Kleyn* im Handbuch der Neurologie des Ohres (herausg. von *Alexander* und *Marburg*). **1**. 500. Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien 1924. — [2]) *A. de Kleyn* und *R. Magnus: Pflüger*s Archiv. **186**. 61 (1921).

der oben geschilderten Reflexe allein in Betracht kommt[1]), und zwar arbeiten die beidseitigen als Einheit zusammen. Betrachtet man die Stellung der genannten Maculae beim Maximum und Minimum der Tonusbeeinflussung, dann ergibt sich, daß im ersteren Falle die Statolithen der Utriculus-Macula horizontal stehen. Sie hängen an dieser, während die Sacculus-Statolithen eine uncharakteristische Schräglage aufweisen. Befindet sich der Kopf in jener Stellung, in der die Streckmuskeln das Minimum an Tonus besitzen, dann liegen die Statolithen auf der wiederum in horizontaler Lage befindlichen Statolithenmembran. Im ersteren Falle ziehen sie an dieser, im letzteren üben sie einen Druck auf sie aus. Es spricht alles dafür, daß der Zug der Statolithen in dem Sinne erregend auf die Sinnesepithelzellen der Utriculus-Macula einwirkt, daß es zur Steigerung des Tonus in den Streckmuskeln der Extremitäten kommt. Das Minimum an Erregung ist dann erreicht, wenn jene auf der Statolithenmembran aufliegen[2]). In allen Zwischenstellungen der Lage der Statolithen zur Macula zeigt der Erregungszustand ebenfalls eine Zwischenstellung zwischen dem Maximum und dem Minimum an Erregung.

Betrachtet man Tiere, bei denen man das Labyrinth auf beiden Seiten entfernt oder die Statolithenmembran abgeschleudert hat, dann lassen sich nunmehr jene Einflüsse auf den Tonus der Muskulatur studieren, die von Stellungsänderungen des Kopfes zum Rumpfe herrühren. Man hat im Gegensatz zu dem eben besprochenen tonischen Utriculusreflex von tonischen Halsreflexen gesprochen. Wird der Kopf eines Tieres gehoben, dann erfährt der Strecktonus in den Vorderbeinen eine Zunahme und derjenige in den Hinterbeinen eine Abnahme. Die Folge davon ist, daß es sich mit dem Vorderkörper aufrichtet und zugleich mit dem Hinterkörper einsinkt. Wird der Kopf gesenkt, dann ist der Erfolg dem eben besprochenen entgegengesetzt. Infolge der Abnahme des Strecktonus in den Vorderbeinen sinkt das Tier mit dem Vorderkörper ein, während der Hinterkörper im Anschluß an die Steigerung des genannten Tonus in den Hinterbeinen aufgerichtet wird. Bei Katzen, Hunden und Affen erfolgt auf Druck auf die Dornfortsätze der unteren Halswirbel eine Tonusabnahme in der Streckmuskulatur aller vier Extremitäten. Die Tiere liegen platt auf dem Bauch. Wird der Kopf gewendet und gedreht, dann zeigen die Extremitäten jeder Körperseite ein gleichsinniges Verhalten im Muskeltonus. Drehung des Kopfes nach rechts (rechtes Ohr ventralwärts gewandt) bedingt Zunahme des Strecktonus in der linken Vorder- und Hinterextremität und auf der rechten Seite Abnahme.

Es ist von großer Bedeutung, daß es gelungen ist, die erwähnten Reflexe auch beim Menschen nachzuweisen. Die Verhältnisse liegen bei ihm infolge der aufrechten Körperstellung anders als bei den Tieren, bei denen alle vier Extremitäten an der Körperstellung beteiligt sind. Um den Einfluß des Utriculus-Macula-Reflexes und denjenigen der Halsreflexe für sich studieren zu können, wurde ein an amaurotischer Idiotie leidendes Kind so an einem Brette befestigt, daß eine Änderung der Stellung des

---

[1]) *A. de Kleyn* und *R. Magnus: Pflüger*s Arch. **186**. 61 (1921); **194**. 407 (1922). — [2]) Vgl. eine andere Ansicht bei *F. H. Quix:* Arch. néerl. de physiol. **6**. 1 (1921).

Kopfes zum Rumpfe ausgeschlossen war[1]). Nunmehr konnte das Kind mit dem Brette in verschiedene Stellungen gebracht werden. Dabei wurde der Tonus der Extremitätenmuskulatur geprüft. Es zeigte sich, daß der Strecktonus der vier Extremitäten dann maximal wird, wenn das Kopfende bei Rückenlage um 45° unter die Horizontale gesenkt wird (vgl. Abb. 300)[2]). Er wird minimal, wenn der Körper mit dem Kopf nach oben steht und das Kopfende 0—45° nach vorne gesenkt ist. Die beiden Stellungen, bei denen das Maximum und das Minimum des Strecktonus vorhanden sind, liegen um 180° auseinander. Von besonderer Bedeutung ist, daß die Tonuseinstellung bei jeder Körperlage die gleiche ist, ganz gleichgültig, wie diese zuvor war und auf welche Weise sie erreicht wird[3]).

Abb. 300.

Eingehend untersucht ist ferner der Einfluß von Halsreflexen auf den Tonus der Muskulatur. Bei einem Kind mit hochgradigem Hydrozephalus veranlaßte Drehen des Kopfes mit dem Gesicht nach links, während es sich in Rückenlage befand, kräftige tonische Streckung des linken Armes und Beines[4]) (vgl. hierzu Abb. 301)[5]). Manchmal trat zugleich Beugung des rechten Armes auf. Wurde der Kopf in die Ausgangslage zurückgedreht, dann hörte der Strecktonus auf der linken Seite sofort auf. Wurde der Kopf nach rechts gedreht, dann hingen die Arme schlaff herab. In Abb. 302[5]) sind die Oberarme gestützt dargestellt, damit die schlaffe Stellung der Unterarme zu erkennen ist. Ferner wurde bei einem neugeborenem Kinde, bei dem Blutungen in das Gehirn erfolgt waren, eine ganz ausgesprochene Beeinflussung der Extremitätenstellung durch Stellungsänderungen des Kopfes

Abb. 301.

[1]) *R. Magnus* und *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **160**. 429 (1915). — [2]) Entnommen: *R. Magnus:* Körperstellung. l. c. S. 139. — [3]) Vgl. hierzu auch *F. M. R. Walshe:* Brain. **46**. 1 (1923). — [4]) *R. Magnus* und *A. de Kleyn: Pflügers* Archiv. **145**. 455 (1912). — [5]) Entnommen: *R. Magnus:* Körperstellung. l. c. S. 115.

zum Rumpfe beobachtet[1]). In Abb. 303, S. 620[2]) ist das Kind in Rückenlage dargestellt. Der vorhandene Strecktonus der Beine steht in Zusammenhang mit den erwähnten Hirnblutungen. Bei Wendung des Kopfes mit dem Gesichte nach links wird der linke Arm stärker gestreckt und ganz steif gehalten. Vgl. Abb. 304, S. 620[2]). Der rechte Arm geht in Beugestellung über. Das linke Bein bleibt gestreckt, während das rechte in der Hüfte, dem Knie und im Fußgelenk leicht gebeugt wird. Die ganzen Reaktionen dauern so lange an, als die eingenommene Stellung festgehalten wird. Wird der Kopf in die Ausgangslage zurückgebracht, dann nehmen die Extremitäten wieder jene Stellung ein, die aus Abb. 303 zu ersehen ist. Wird der Kopf nach rechts gedreht, so verändert sich die Stellung der Beine nur wenig. Am linken Arm läßt sich eine deutliche Abnahme des Strecktonus feststellen. Es tritt sogar Beugetonus auf. Der rechte Arm bleibt gestreckt[3]).

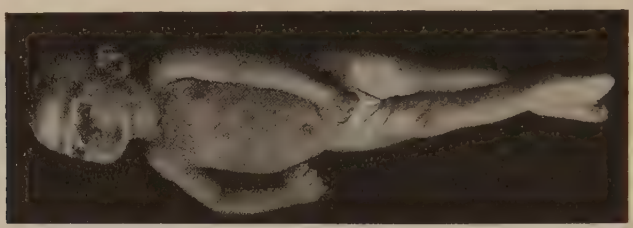
Es ist von der größten Bedeutung, daß eine ganze Reihe von Reflexen der genannten Art sich auch beim normalen Säugling auslösen läßt[4]). Wird ein solcher um den Leib angefaßt, und wird er dann geradlinig nach irgend einer Richtung des Raumes bewegt, dann erfolgt Streckung und Abduktion der Gliedmaßen. Eine mittlere Wirkung hat die Bewegung des Säuglings nach seitwärts und oben, ferner Drehen und Seitwärtskippen, während Rückwärtskippen den stärksten und Kippen nach vorn und Bewegung nach unten den schwächsten Erfolg zeitigt[5]). Ganz ausgesprochen sind schon bei Föten (5 Monate alt) asymmetrische tonische Halsreflexe auslösbar[6]). Besonders eindrucksvoll ist der sog. *Landau*sche Reflex[7]). Er gehört in die Gruppe der Haltungsreflexe. Er läßt sich bei Kindern im Alter von etwa 6—18 Monaten hervorrufen. Es wird das Kind durch eine unter

Abb. 302.

[1]) *R. Magnus* und *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **145**. 455, 539 (1912). — Vgl. weitere Fälle bei *W. Weiland:* Münchener med. Wschr. 2539 (1912); *Pflügers* Arch. **147**. 1 (1912). — *R. Magnus* und *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **169**. 429 (1915). — *B. Brouwer:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psych. **36**. 161 (1917). — *A. Böhme* und *W. Weiland:* Z. f. d. gesamte Neurol. u. Psychiatrie. **44**. 94 (1918). — *A. Dollinger:* Z. f. Kinderheilkunde. **22**. 167 (1919). — *D. J. Jonkhoff:* Nederl. tijdsch. v. Geneesk. 307 (1920). — *Walshe:* Lancet. **2**. 644 (1923). — *R. Magnus:* Körperstellung. l. c. S. 126. — [2]) Entnommen: *R. Magnus:* Körperstellung. l. c. S. 118 und 119. — [3]) Weitere interessante Beobachtungen liegen an Personen vor, die eine Hemiplegie erlitten hatten, und bei denen durch aktive Bewegungen auf der gesunden Seite Mitbewegungen auf der gelähmten auslösbar waren. Vgl. *A. Simons:* Z. f. d. gesamte Neurol. u. Psychiatrie. **80**. 499 (1923). — *F. M. Walshe:* Brain. **46**. 281 (1923). — [4]) Vgl. hierzu *Georg Schaltenbrand:* Deutsche Z. f. Nervenheilk. **87**. 23 (1925). — Vgl. auch *H. Pette:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psych. **38**. 516 (1924). — [5]) Die in Erscheinung tretenden Reflexvorgänge sind unter der Bezeichnung *Moro*scher Reflex bekannt; vgl. *E. Moro:* Münch. med. Wschr. Nr. 42 (1918); 360 (1919). — *Schaltenbrand* (l. c.) spricht von Dreh-, Kipp- und Progressivreaktionen. — [6]) *M. Minkowski:* Revue neurol. 1104, 1235 (1921). — [7]) *A. Landau:* Klin. Wochenschr. Nr. 27 (1923); Monatsschr. f. Kinderheilk. **29**. 555 (1924).

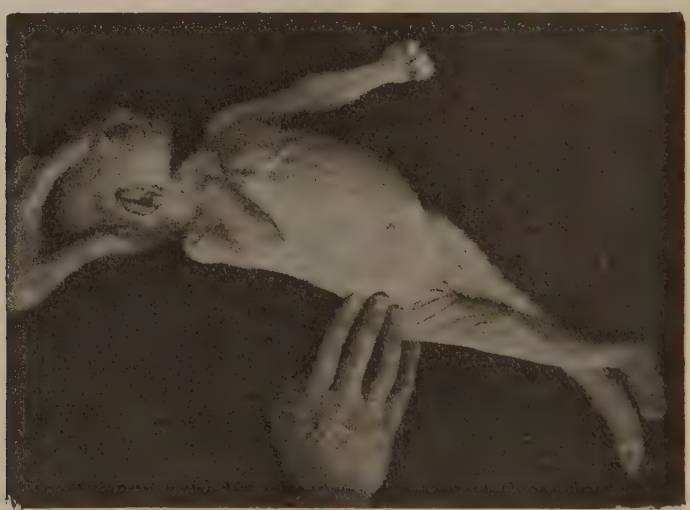
seinem Thorax liegende Hand in Bauchlage gehalten. Es hebt den Kopf, so daß das Gesicht möglichst vertikal steht (Labyrinthstellreflex auf den Kopf). Zugleich erfolgt eine tonische Streckung der Wirbelsäule und der Beine. Wird nun der Kopf nach abwärts gedrückt, so hört der Strecktonus sofort auf. Rumpf und Beine sinken nach unten.

Abb. 303.



Vom Labyrinth aus wird nicht nur die Muskulatur der Extremitäten beeinflußt, sondern auch diejenige des Halses [1]). Während jedoch beide Utriculus-Maculae auf die Extremitätenmuskeln beider Körperhälften einwirken, ist das bei den Halsmuskeln nicht der Fall. Daher kommt es, daß bei einseitigem Verlust des Labyrinthes der Kopf gedreht wird,

Abb. 304.



und zwar auch dann, wenn das Gehirn mit Einschluß des Kleinhirns entfernt und die Medulla oblongata der Länge nach gespalten wird [2]). Ist z. B. das rechte Labyrinth ausgeschaltet, dann wird der Kopf nach

[1]) *R. Magnus* u. *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **147**. 403 (1912). — [2]) Vgl. *A. de Kleyn* u. *W. Storm van Leeuwen:* Med. tijdschr. v. geneesk. **11**. 1184 (1917).

rechts (d. h. mit dem rechten Ohr in ventraler Richtung) gedreht. Die Linkswender haben ihren Tonus verloren. Er kehrt auch nach Monaten nicht vollständig zurück. Da nun, wie wir erfahren haben, Halsreflexe die Extremitätenstellung beeinflussen und Labyrinthreflexe wieder auf die Halsmuskulatur einwirken, kommt ein neuer Mechanismus zum Vorschein, über den vom Labyrinth ausgelöste Vorgänge von Einfluß auf den Tonus der Extremitätenmuskulatur sein können[1]).

Es unterliegt somit keinem Zweifel, daß sowohl von der Utriculus-Macula als vom Halse aus sich tonische Reflexe auslösen lassen, die sich in der Stellung der Extremitäten auswirken. Vom Labyrinth aus wird die Muskulatur aller vier Extremitäten, ferner diejenige des Halses (insbesondere ist der Sternocleidomastoideus beteiligt) in ihrem Tonus beeinflußt. Nun ist bis jetzt bei erwachsenen, normalen Menschen die Auslösung der erwähnten Reflexe nicht nachweisbar gewesen. Daraus darf weder geschlossen werden, daß die erwähnten Einflüsse bei normaler Funktion des genannten Nervensystems nicht zur Geltung kommen, noch daß sie für die Aufrechterhaltung und die Einstellung eines bestimmten Tonus von maßgebender Bedeutung sind. Es ist leicht möglich, daß sie stets modifizierend auf Vorgänge einwirken, die jenen bedingen. Wir stehen hier vor dem gleichen Probleme, wie so oft bei der Erforschung bestimmter Funktionen. Wir zergliedern sie und versuchen Bedingungen herbeizuführen, unter denen ein bestimmter Mechanismus möglichst rein hervortritt. Darüber dürfen wir nicht aus dem Auge verlieren, daß uns im besonderen jene Summe von Einzelvorgängen interessiert, die unter gewöhnlichen Verhältnissen wirksam ist. Sehr oft kommen Impulse in Frage, die zugleich von der Utriculus-Macula und dem Halse ausgehen. Es interessiert uns, zu erfahren, wie sich die Resultante der Einflüsse aller tonischen Reflexvorgänge auswirkt. Die Verhältnisse liegen insofern nicht einfach, als die Labyrinthreflexe bald über die Halsreflexe überwiegen, bald liegen die Verhältnisse umgekehrt. Das genaue Studium der Extremitätenstellungen bei verschiedenen Kopfstellungen bei verschiedenen Lagen des Körpers hat ergeben, daß sich für jede Extremität der Einfluß, der vom Hals und von den Labyrinthen ausgeht, algebraisch summiert. Es sei dieses Verhalten an einem Beispiel besprochen. Wird eine Katze in normaler Stellung auf ihre vier Pfoten gestellt und nunmehr ihr Kopf gesenkt, so ist damit für die Labyrinthreflexe das Minimum der Erregung erreicht. Erfolgt nun Hebung des Kopfes, so nimmt der Strecktonus in allen vier Extremitäten zu. Die Dorsalbeugung des Halses bewirkt, daß für die Vorderbeine dieser Vorgang unterstützt wird. Die Folge davon ist eine starke Streckung derselben. Anders liegen die Verhältnisse bei den Hinterbeinen. Bei diesen kommt zur Geltung, daß der Halsreflex dem Labyrinthreflex entgegenwirkt. Die Folge davon ist, daß der Strecktonus der Hinterbeine nicht so stark zur Entwicklung kommen kann, wie wenn der letztere Reflex allein wirksam wäre, ja es kann zur völligen Aufhebung seiner Wirkung kommen. Es wird, ganz allgemein ausgedrückt, die Tonuseinstellung der

[1]) Nach *W. J. Mac Nally* [*Pflüger*s Arch. **213** (1926)] kommt die Drehung und Wendung des Kopfes beim Kaninchen nach einseitiger Labyrinthexstirpation durch eine vom intakten Labyrinth ausgehende gekreuzte Innervation zustande. Ort der Kreuzung der in Frage kommenden Bahnen ist das Halsmark. Beteiligt sind bei der Kopfdrehung und -wendung der N. accessorius und die fünf obersten Zervikalnerven.

gesamten Skelettmuskulatur von Reflexen, die von der Utriculus-Macula und dem Halse ausgehen, beherrscht. Der Kopf hat dabei in seiner Stellung im Raume und zum Körper die Führung. Die Gliedmaßen folgen in ihrer Stellung entsprechend der Tonusbeeinflussung der in Frage kommenden Streckmuskulatur. Dabei spielt die schon S. 271 erörterte reziproke Innervation eine bedeutsame Rolle[1]). Mit der Zunahme des Tonus der Streckmuskulatur sinkt derjenige der Beugemuskulatur und umgekehrt. Die Reflexe treten an den Extremitätenmuskeln auch dann auf, wenn die hinteren Wurzeln durchschnitten sind. Auch die Exstirpation der zugehörigen sympathischen Ganglien ist ohne Einfluß[2]). Von grundlegender Bedeutung ist weiterhin, daß der Ablauf später ausgelöster Reflexe von der vorausgehenden Einstellung des Muskeltonus und der dadurch bedingten Haltung der Extremitäten in bestimmter Weise abhängig ist[3]). Ist eine Extremität gestreckt, dann sprechen die Streckmuskeln stark auf Hemmungs- und schwach auf Erregungsreflexe an. Umgekehrt sind diese letzteren stark und jene schwach in ihrer Wirkung, wenn die betreffende Gliedmaße gebeugt ist. Wir können diese Feststellung auch so fassen, daß wir zum Ausdruck bringen, daß durch tonische Labyrinth- und Halsreflexe die den einzelnen Extremitätenmuskeln entsprechenden Zentren in einen bestimmten Zustand der Streck- bzw. Beugebereitschaft versetzt werden. Erfolgt in einem solchen Einstellungszustand ein entsprechender sensibler Reiz, dann ist das Ergebnis im ersteren Falle eine Streckung und im letzteren eine Beugung der Extremität. Auch die Laufbewegungen werden von den genannten Reflexen aus in ganz charakteristischer Weise beeinflußt. Steht ein Tier in Normalstellung, und wendet es den Kopf, dann wird das Bein jener Körperseite, nach der das Kinn gewendet ist, Standbein sein, während das andere Bein den ersten Schritt vollführt. Es erfolgt die Bewegung von dem Beine aus, das den geringsten Strecktonus aufweist[4]).

Wir haben nunmehr Einflüsse kennen gelernt, die von der Macula des Utriculus ausgehen, und die einen tiefgehenden Einfluß auf den Tonus zahlreicher Muskeln ausüben, und zwar teils direkt, teils unter Beeinflussung der Muskulatur des Halses, wodurch Bedingungen hervorgerufen werden, die ihrerseits den Tonus von Extremitätenmuskulatur ändern können. Dabei dürfen wir keinen Augenblick aus den Augen verlieren, daß der Einfluß jener Reflexe wohl bei manchen Tieren auch dann unverkennbar ist, wenn das Zentralnervensystem in seiner Gesamtheit normal funktioniert, jedoch können wir schon beim Affen in der Regel die geschilderten Zusammenhänge zwischen Muskeltonus und Kopfstellung im Raume und zum Körper nicht ohne weiteres erkennen. Sie treten dann klar hervor, wenn das Großhirn mit seinen Funktionen nicht zur Geltung kommt. Trotzdem ist nicht daran zu zweifeln, daß jene Reflexe sich in irgend einer Form immer auswirken, und sei es auch nur in der Art, daß sie, ohne äußere Erfolge herbeizuführen, zentral Bedingungen schaffen, die für bestimmte Vorgänge von entscheidender Bedeutung sind.

---

[1]) Vgl. Zitate S. 271; ferner *R. Magnus* und *A. de Kleyn: Pflüger*s Arch. **145**. 455 (1912). — *S. J. Beritoff:* J. of physiol. **49**. 147 (1915). — [2]) *Dusser de Barenne:* Folia neurobiol. **8**. 413 (1914). — [3]) *Ch. Socin* und *W. Storm van Leeuwen: Pflüger*s Arch. **159**. 251 (1914). — *S. J. Beritoff:* Quarterl. j. of experim. physiol. **9**. 199 (1915). — [4]) Vgl. hierzu *R. Magnus:* Körperstellung. l. c. S. 111.

Es bleibt nun noch, die Frage zu beantworten, welche Bedeutung der Sacculus-Macula zukommt. Wir haben bereits S. 273ff. des Umstandes gedacht, daß vom Labyrinth aus Augenbewegungen zur Auslösung kommen, und zwar werden diese einerseits von den in den Ampullen der Bogengänge untergebrachten Sinnesorganen beeinflußt und andererseits von der Sacculus-Macula aus[1]). Wir haben beide Möglichkeiten bereits besprochen und wollen hier nur noch erwähnen, daß auch bei der Sacculus-Macula dann maximale Erregung vorhanden ist, wenn die Statolithen in horizontaler Stellung an ihr hängen. Bei um 180° veränderter Stellung, d. h. wenn jene auf das Sinnesepithel drücken, findet sich das Minimum der Erregung. Ob die Sacculus-Maculae allein mit tonischen Labyrinthreflexen, die sich im Tonus bestimmter Augenmuskeln und damit in Augenstellungen auswirken, verknüpft sind, oder ob nicht auch die Utriculus-Macula bei gewissen Vorgängen (kompensatorische Raddrehungen) in Frage kommt, ist noch nicht ganz aufgeklärt. Wir haben seinerzeit schon des Umstandes gedacht, daß schon beim Affen[2]) die optische Einstellung der Augen eine so ausgesprochene ist, daß es erst dann gelingt, vom Labyrinth abhängige kompensatorische Augenbewegungen nachzuweisen, wenn die Funktionen des Großhirnes durch leichte Narkose oder durch dessen Exstirpation ausgeschaltet werden. Bei uns steht der optische Einstellreflex auch an erster Stelle. Infolgedessen sind bei uns Einwirkungen von seiten der Halsreflexe für sich und in ihrer Kombination mit Einflüssen von seiten der Labyrinthreflexe, die z. B. beim Kaninchen in so schöner Weise feststellbar sind, in der Regel nicht nachweisbar.

Es ergibt sich noch die Frage, ob die Statolithenorgane nur dann in Erregung geraten, wenn die Stellung der Statolithen verändert wird, d. h. mit anderen Worten, gibt es eine Stellung der Maculae, in der keine Erregung ausgelöst wird? Es ist dies offenbar nicht der Fall. Der Umstand, daß bei allen Tierarten nach einseitiger Labyrinthexstirpation die eintretende Kopfdrehung wochen- oder monatelang bestehen bleibt, spricht im Sinne einer Dauererregung[3]). Der Ausfall des folgenden Versuches beweist, daß in den Sinnesepithelzellen der Maculae auch ohne Statolithen Erregungen zur Auslösung kommen. Es wurden bei einem Meerschweinchen die Statolithen durch Zentrifugieren entfernt und nach einiger Zeit das eine Labyrinth mittels Kokaines vorübergehend ausgeschaltet. Es trat Kopfdrehung und Augenabweichung auf, gerade so, als hätte man eine einseitige Labyrinthexstirpation vorgenommen. Im Gegensatz zum Verhalten von Tieren, bei denen nur das eine Labyrinth entfernt ist, vermochten jedoch bei den unter die erwähnten Bedingungen gebrachten Meerschweinchen — Ausschaltung der Statolithen eines Labyrinthes — verschiedene Lagen des Kopfes im Raume keine Kopfdrehung und Augenabweichung herbeizuführen. Es fehlten ja die zur Auslösung der entsprechenden Erregungen erforderlichen Lageänderungen der Statolithen. Der Umstand, daß nach Ausschaltung der einen statolithenlosen Macula eine Zwangshaltung von Kopf und Augen eintrat, beweist, daß auch diese Dauererregung besitzt.

---

[1]) *A. de Kleyn* und *R. Magnus: Pflügers* Arch. **186**. 61 (1921). — [2]) Vgl. hierzu *R. Magnus: Pflügers* Arch. **193**. 396 (1922). — [3]) *R. Magnus* und *A. de Kleyn:* Kon. akad. v. Wetensch. Amsterdam. Proceed. **25**. 256 (1922).

Überblicken wir das, was wir bis jetzt über die Funktionen der im Labyrinth untergebrachten Sinnesorgane kennen gelernt haben, dann kommen wir zum Schlusse, daß die Cristae staticae auf Winkelbeschleunigung und auch auf Progressivbewegung ansprechen, während die Maculae staticae auf jede Verlagerung des Kopfes gegen die Vertikale reagieren. Sie unterrichten uns über seine Lage. Wir haben uns schon eingangs dieser Vorlesung mit der an sich zunächst überraschenden Beobachtung befaßt, daß Tiere ohne Großhirn stehen und sich bewegen können. Erforderlich ist nur, daß das Mittelhirn erhalten bleibt[1]). Gewöhnlich werden zu Versuchen über jene Leistungen, die ohne Großhirn durchführbar sind, sog. Thalamustiere verwendet, d. h. man beläßt den Versuchstieren den Thalamus. Es hat dies den großen Vorteil, daß ihr Wärmehaushalt einreguliert bleibt. Es müssen im Mittelhirn Zentren vorhanden sein, denen von zahlreichen Stellen aus Nachrichten zufließen und die zu entsprechenden Reaktionen im Dienste der Aufrechterhaltung des Körpergleichgewichtes führen. Die Gesamtheit aller jener Reflexe, die es dem Tier ermöglichen, aktiv die Normalstellung von abnormen Lagen aus wieder zu gewinnen und darin zu halten, nennt *Magnus,* wie wir schon S. 615 erwähnt haben, Stellreflexe[2]). Mit ihnen wollen wir uns nun noch etwas eingehender befassen. Es sind zunächst vier Gruppen von Stellreflexen zu unterscheiden, einmal solche, die vom Labyrinth ausgehen, dann solche, die vom Körper aus eingeleitet werden, und die einerseits auf die Kopfstellung und andererseits auf diejenige des Körpers selbst einwirken. Ferner sind Erregungen wirksam, die vom Hals ausgehen, und endlich ist solcher Stellreflexe zu gedenken, die durch Berührung z. B. der Pfoten mit der Unterlage zur Auslösung kommen und den Körper unabhängig vom Kopf in Normalstellung bringen.

Um das Vorhandensein von Labyrinthstellreflexen nachzuweisen, hält man großhirnlose Tiere am Becken frei in die Luft. Bringt man den Körper in Seitenlage, dann bemerkt man, daß der Kopf durch Rechts- bzw. Linksdrehung in Normalstellung übergeführt wird[3]). Wird das Tier mit dem Kopf nach oben in Hängelage gebracht, dann wird der Kopf durch Ventralbeugen in jene übergeführt. Hängt der Kopf in der genannten Lage nach unten, dann erfolgt Dorsalbeugung, d. h. es wird bei jeder Änderung der Lage des Körpers der Kopf immer wieder in die normale Stellung im Raume zurückgebracht. Sobald man beide Labyrinthe ausschaltet, hören diese Einstellungsreaktionen auf. Die Schwerkraft entscheidet jetzt über die Lage des Kopfes im Raume. Beläßt man die Labyrinthe, und entfernt man das Mittelhirn, dann sind die Folgen die gleichen. Schon ein Schnitt, der das vordere Drittel dieses Hirnteiles abtrennt, genügt, um die erwähnten Stellreflexe aufzuheben.

Bei den Labyrinthstellreflexen spielen die Sacculus-Maculae eine bedeutsame Rolle. Ob daneben auch den Utriculus-Maculae bei Kopfeinstellungen von bestimmten Körperstellungen aus eine Bedeutung zukommt, steht noch

---

[1]) *R. Magnus: Pflügers* Arch. **163**. 405 (1916). — [2]) *R. Magnus: Pflügers* Arch. **163**. 405 (1916). — *J. G. Dusser de Barenne:* Arch. néerl. de physiol. **4**. 31 (1920). — *J. G. Dusser de Barenne* und *R. Magnus: Pflügers* Arch. **180**. 75 (1920). — *R. Magnus: Pflügers* Arch. **193**. 396 (1922). — [3]) *J. Czermak:* C. r. de l'acad. de sc. **51**. 821 (1860); Jenaische Ztschr. **3**. 101 (1867); *Pflügers* Arch. **7**. 107 (1873). — *J. Breuer:* Wiener Med. Jahrb. 72 (1874); 87 (1875).

nicht eindeutig fest. Gehen wir von der rechten Seitenlage eines Kaninchens aus, dann befindet sich die linke Sacculus-Macula im Zustand der Minimalerregung, liegen doch die Statolithen auf ihr. Die entsprechende rechte Macula dagegen befindet sich im Zustand höchster Erregung, denn die Statolithen hängen an ihr. Die Folge davon ist, daß es zur Auslösung eines Stellreflexes kommt. Sein Erfolg ist von der Unversehrtheit aller in Frage kommenden Einrichtungen abhängig. Kaum hat der Kopf seine Ausgangsstellung verändert, so wechseln die Bedingungen für die Auslösung der Erregung von beiden Maculae staticae des Sacculus aus, denn mit der Stellungsänderung des Kopfes ändert sich auch diejenige der Maculae. Das Sinnesepithel der rechten Macula wird in seinem Erregungszustand zurückgehen, hängen doch die Statolithen nicht mehr senkrecht unter der horizontal gestellten Macula. Umgekehrt nimmt die Erregung auf der linken Seite zu, weil mit der Kopfdrehung die Minimalreizstellung der Macula aufgegeben wird. So bremst in gewissem Sinne die linke Macula die rechte. Es kommt schließlich zu einer Einstellung des Kopfes, in der beide Maculae eine symmetrische Lage aufweisen, und damit befinden sie sich im gleichen Zustand der Erregung. Der Kopf ist in seine normale Stellung gelangt.

Es ist nahe liegend, die Frage aufzuwerfen, was geschieht, wenn das eben dargelegte Zusammenwirken beider Maculae aufgehoben ist. Es ist dies dann der Fall, wenn ein Labyrinth ausgeschaltet wird. Nun haben wir schon S. 623 erfahren, daß bei Vorhandensein nur eines Labyrinthes der Kopf in eine bestimmte Zwangslage übergeführt wird, falls das Gehirn ganz entfernt ist. Es macht sich der einseitige tonische Einfluß des verbliebenen Labyrinthes geltend. Die Zentren für diesen tonischen Reflex liegen in der Medulla oblongata hinter der Eintrittsebene der Nervi octavi. Ist das Mittelhirn erhalten, dann tritt der oben erwähnte Labyrinthstellreflex in Konkurrenz mit dem tonischen Reflex. Befindet sich das Tier in einer Lage, in der sich die Sacculus-Macula des erhaltenen Labyrinthes im Zustand der Maximalerregung befindet, d. h. hängen die Statolithen an ihr, dann macht das Tier die lebhaftesten Anstrengungen, um jene Stellung des Kopfes zu erreichen, in der die betreffende Macula sich im Zustand der Minimalerregung befindet. Es ist dies dann der Fall, wenn das Labyrinth nach oben sieht.

Wird ein Kaninchen mit oder ohne Großhirn nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation frei in die Luft gehalten, dann ist es vollständig desorientiert. Das gleiche ist der Fall, wenn die Statolithen von den Maculae entfernt sind (Meerschweinchen). Sobald jedoch der Körper eine Unterlage berührt, so erfolgt Einstellung des Kopfes in Normalstellung[1]). Es sind Erregungen, die von jenen Hautteilen ausgehen, die beim Aufliegen des Körpers gedrückt werden, die dem Mittelhirn zugeleitet werden, und die den gleichen Erfolg zeitigen, wie wenn bestimmte Bahnen des N. vestibularis die Überleitung von Erregungen zu jenem Hirnteil vermitteln. Ist er zerstört, dann fehlt der Körperstellreflex auf die Kopfhaltung. Haben wir ein nur einseitig labyrinthloses Tier vor uns, dann kommt es zu einem Wettstreit des vom vorhandenen Labyrinth ausgelösten tonischen Reflexes,

[1]) *R. Magnus: Pflügers* Arch. **163**. 405 (1916). — *J. G. Dusser de Barenne* und *R. Magnus:* Ebenda. **180**. 75 (1920). — *R. Magnus:* Ebenda. **193**. 396 (1922).

dem Labyrinthstellreflex und dem oben erwähnten Körperstellreflex auf den Kopf.

Die beiden genannten Reflexe: der Labyrinth- und der Körperstellreflex auf den Kopf, bewirken, daß der letztere in seine normale Stellung zurückkehrt, bzw. darin festgehalten wird. Hat bei dieser Einstellung der Körper nicht zugleich zu jenem die normale Haltung, ist vielmehr der Hals gedreht, gewendet oder gebeugt (dorsal oder ventral), dann kommt es zur Auslösung des Halsstellreflexes[1]). Durch ihn wird der Körper in die normale Stellung zum Kopf übergeführt. Er ist nach Labyrinthexstirpation und nach Statolithenabschleuderung noch unverändert erhalten. Auch nach Wegnahme des Mittelhirns ist er noch auslösbar. Erst dann, wenn die unmittelbar hinter den Corpora quadrigemina posteriora gelegenen Brückenanteile entfernt sind, erlöscht er.

Endlich sind noch weitere Körperstellreflexe beobachtet worden. Sie beziehen sich auf den Körper als solchen[1]). Sie kommen dann zur Geltung, wenn, wie übrigens schon S. 625 erwähnt, der Körper bei Berührung einer Unterlage unabhängig von der Kopfstellung in die Normallage gebracht wird. Bewirken Halsreflexe die Einstellung von Körper und Kopf, dann geht stets diejenige des Kopfes voraus. Beim „Berührungsstellreflex" haben wir im Gegensatz dazu eine primäre Körpereinstellung vor uns. Wird z. B. ein Kaninchen in Seitenlage auf eine Unterlage gelegt und der Kopf festgehalten, dann wird der Rumpf aufgerichtet, obwohl er unter der Wirkung der Halsreflexe in der der Ausgangsstellung (Seitenlage) entsprechenden Lage verbleiben sollte. Es überwindet der erwähnte Berührungsstellreflex die genannten Reflexe. Interessanterweise kommt er nicht zur Geltung, wenn der Körper von unten und von oben zugleich berührt wird. Es ist der von der Unterlage aus einseitig ausgeübte Reiz, der jenen Reflex zur Durchführung bringt. Daß er auch dann in Erscheinung tritt, wenn die Statolithen bzw. die Labyrinthe entfernt sind, versteht sich von selbst. Nach Ausschaltung des Mittelhirns versagt der Berührungsreiz. Nach einseitiger Exstirpation ist es vor allem der genannte Stellreflex, der dem Tiere das aufrechte Sitzen ermöglicht.

Die erwähnten Reflexe wirken beim großhirnlosen Tier (beim Kaninchen und Meerschweinchen, bei denen die optischen Stellreflexe fehlen, ist ihr Einfluß auch bei Unversehrtheit des Zentralnervensystems leicht nachweisbar) unter gewöhnlichen Bedingungen zusammen und gewährleisten eine bestimmte Einstellung von Kopf und Körper. Auf die Kopfstellung wirken Erregungen, die vom Labyrinth ausgehen. Ferner sind auch solche wirksam, die der Drucksinn übermittelt. Die Körperstellung wird von Hals- und Körperstellreflexen aus geregelt. Jeder einzelnen Veränderung der Stellung des Kopfes und des Körpers entsprechen Beeinflussungen von Sinnesorganen der Haut und vor allem von den in den Muskeln befindlichen. Es kommt zu propriozeptiven Reizen, die sich, falls sie mindestens Schwellenwert besitzen, auswirken. Es wird so verständlich, daß dann, wenn die ganze „Maschinerie" einmal in Gang gebracht wird, ein Mechanismus in den anderen eingreift und über das aktive Stehen hinaus auch Gehbewegungen zustande kommen, ohne daß das Großhirn seine Funktion entfalten kann.

---

[1]) *R. Magnus: Pflügers* Arch. **163**. 405 (1916). — *J. G. Dusser de Barenne* und *R. Magnus: Pflügers* Arch. **180**. 75 (1920). — *R. Magnus:* Ebenda. **193**. 396 (1922).

Wir sind auf die an Meerschweinchen und Kaninchen und an großhirnlosen Katzen, Hunden, Affen usw. erhobenen Befunde deshalb, entgegen unserem allgemeinen Plane, uns möglichst an Erfahrungen zu halten, die am Menschen gemacht worden sind, etwas umfassender eingegangen, weil sich vor unseren Augen außerordentlich wichtige Reflexvorgänge enthüllen, die für Leistungen ausreichend sind, für die man a priori geneigt wäre, Funktionen höher organisierter Anteile des Zentralnervensystems als das Mittelhirn verantwortlich zu machen[1]). Ferner ergeben uns vergleichende Versuche an verschiedenen Tierarten besonders eindringlich Gelegenheit, die für jede davon charakteristischen Einrichtungen kennenzulernen. Wir werden dadurch vor Verallgemeinerungen bewahrt und erkennen, daß jede Organismenart in ihrer Beziehung zur Umwelt einer besonderen Analyse bedarf[2]). In dieser Richtung sei nochmals des Umstandes gedacht, daß Meerschweinchen und Kaninchen nach Labyrinthexstirpation vollständig desorientiert sind, wenn man sie frei in der Luft hält. Das ist bei anderen Tieren nicht der Fall, so lange man ihnen gestattet, die Augen zu gebrauchen. Kurz nach der Entfernung der beiden Labyrinthe verhalten sich Hunde und Katzen wie die eben genannten Tierarten. Schon nach wenigen Tagen lernen jedoch labyrinthlose Katzen und Hunde ihre Augen zur Orientierung im Raume benutzen, und schließlich gelingt die Kopfeinstellung bei freiem Schweben in der Luft ohne Mitwirkung der Labyrinthe[3]). Sobald man die Augen verdeckt, erfolgt Unorientiertheit. Besonders stark ausgeprägt ist der optische Stellreflex bei Affen. Bei uns hat er eine ganz überragende Bedeutung[4]). Für seine Auslösung ist das optische Rindenzentrum erforderlich. Thalamustiere zeigen ihn nicht.

Die Analyse aller jener Vorgänge, wozu übrigens auch noch die Einstellungsvorgänge an den Augen gehören, die in Beziehung zur Körperstellung stehen, hat die Grundlage zur Erklärung jener Ausfallserscheinungen gegeben, die nach einseitiger und doppelseitiger Ausschaltung der Labyrinthe auftreten[5]). Insbesondere sind die an Säugetieren festgestellten Störungen des Körpergleichgewichtes in Beziehung zu den Funktionen aller jener Sinnesorgane gebracht worden, die im Dienste seiner Aufrechterhaltung stehen. Man hat von einem statischen Sinne gesprochen, doch ist es besser, eine solche Bezeichnung, die doch nicht alle Leistungen der

---

[1]) Vgl. hier zu *F. Magendie:* Physiologie (übers. v. *Hofacker*). **2**. 246. Tübingen 1826. — *F. A. Longet:* Anatomie und Physiologie des Nervensystems (übersetzt v. *Hein*). **1**. 349. Leipzig 1847. — *A. Vulpian:* Leçons sur la physiol. générale et comparée du système nerveux. 532. Paris 1866. — *A. Christiani:* Zur Physiologie des Gehirns. Berlin 1885. — *H. Munk:* Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wissensch. 549 (1884). — *F. Goltz: Pflügers* Arch. **51**. 570 (1892). — *M. Rothmann:* Neurol. Zbl. **28**. 1045 (1909); **31**. 867 (1912). — *J. G. Dusser de Barenne* in *Bowman-Brouwers* Leerboek der zenuwziekten. **1**. 402 (1923): *Pflügers* Arch. **180**. 78 (1920). — [2]) Vgl. hierzu auch *S. S. Maxwell:* The laryngoscope. St. Louis, Dezember 1924. — [3]) *A. de Kleyn* u. *R. Magnus: Pflügers* Arch. **180**. 291 (1920); **193**. 396 (1922). — [4]) Es ist deshalb verständlich, daß selbst bei ausgedehnter Zerstörung der Labyrinthe Gleichgewichtstörungen fehlen können. Vgl. u. a. *Oskar Wolf:* Z. f. Ohrenheilkde. **8**. 380 (1879). — *A. Lucae:* Arch. f. Ohrenheilkde. **17**. 245 (1881). — *P. C. Larsen* und *H. Mygind:* Ebenda. **30**. 188 (1890). — *H. Mygind:* Ebenda. **30**. 76 (1890). — *H. Strehl: Pflügers* Arch. **61**. 228 (1895). — [5]) *C. Winkler:* Verhandl. kon. akad. v. Wetensch., Amsterdam. **14**. 1 (1907). — *C. Biehl:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., Wien, math.-naturw. Kl. **109**. (3). 324 (1900). — *R. Magnus* und *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **154**. 178 (1913). — *R. Magnus: Pflügers* Arch. **174**. 134 (1919). — *J. G. Dusser de Barenne* und *R. Magnus: Pflügers* Arch. **180**. 75 (1920). — *R. Magnus: Pflügers* Arch. **193**. 396 (1922).

von den oben erwähnten Sinnesorganen ausgehenden Reflexvorgänge umfaßt, zu vermeiden. Wir haben im Laufe der Vorlesungen wiederholt auf das Zusammenwirken mehrerer Sinnesorganisationen hingewiesen und insbesondere beim Vorgang des Tastens darauf hingewiesen, daß eine Summe von Einzelerregungen die Tastempfindungen vermittelt. Auch bei jenen Vorgängen, die der Einstellung einer bestimmten Körperstellung dienen, kommen eine Reihe von Reizaufnahmestellen in Frage. Je nach der Anbringung der Augen im Kopfe spielen optische Stellreflexe eine mehr oder weniger bedeutsame Rolle. Auch ist der Mechanismus der Innervation der Augenmuskeln nicht in der ganzen Tierreihe schematisch gleich gehalten, vielmehr ist ein wesentlicher Unterschied vorhanden, je nachdem die Augen eine motorische und sensorische Einheit bilden oder nicht. Ohne Zweifel haben die von der Haut, den Muskeln, Sehnen, Faszien eintreffenden Erregungen bei jeder Tierart einen ganz verschieden großen Anteil an Einstellreaktionen des Körpers. In dieser Hinsicht ist von Interesse, daß beim Menschen die Einstellung des Sitzes in die Horizontale durch ungewöhnliche Kopfhaltungen und durch aufgezwungene aktive und passive Bewegungen des Kopfes nicht wesentlich verschlechtert wird[1]). Es wird noch vieler Arbeit bedürfen, um für jede Organismenart die Anteile am Zustandekommen bestimmter Einstellreaktionen auf die einzelnen Sinneseinrichtungen richtig zu verteilen. Es sind auf diesem Forschungsgebiet von Beobachtungen an Tieren Anregungen ausgegangen, die für die Pathologie des Menschen von der allergrößten Bedeutung sind. Schon sind die ersten Früchte reif geworden[2]).

Es sei in dieser Hinsicht auf die interessanten Studien verwiesen, die dem Problem des sich Erhebens beim Menschen gewidmet worden sind[3]). Das Aufstehen, d. h. die Herbeiführung der normalen aufrechten Körperhaltung ist von vier Stellreflexen abhängig. Es wirken zusammen: der Labyrinthstellreflex auf den Kopf, der Halsstellreflex, der Körperstellreflex auf den Kopf und der Körperstellreflex auf den Körper. Es ist nun von größtem Interesse, daß beim Menschen einzelne dieser Reflexe mit zunehmendem Alter zurücktreten und schließlich gar nicht mehr zu erkennen sind, um wieder in Erscheinung zu treten, wenn sich Störungen einfinden. Beim Kinde läßt sich z. B. der Halsstellreflex bis etwa zum fünften Lebensjahr verfolgen. Von da ab, ist er nicht mehr nachweisbar. Beobachtet man ein Kind in den ersten Lebensjahren, dann

---

[1]) *Erich Backhaus:* Z. f. Biol. **70**. 65 (1919). — Vgl. auch *S. Garten:* Die Bedeutung unserer Sinne für die Orientierung im Luftraum. Engelmann, 1917; Abhandl. d. math.-physik. Kl. d. sächs. Akad. d. Wissensch. **36**. 433 (1920). — [2]) Vgl. hierzu die interessanten Beobachtungen an Menschen, die an einer eigenartigen schleichend progressiven Erkrankung (Symptome: Schwindel, Mattigkeit, Steifigkeit, Unsicherheit in allen Extremitäten, zunehmende Störung der Sprache, des Schlingens, des Kauens, Störungen in den Augenbewegungen) litten, von *Fritz Hartmann:* Vortrag auf der Neurologen-Tagung zu Halle 1925 (erscheint im Zbl. f. Neurol. u. Psychiatrie). Es ließen sich die einzelnen der oben angeführten Reflexe nachweisen. Vgl. weitere Beobachtungen über Haltungs- und Stellreflexe bei: *Hans Hoff* und *Paul Schilder:* Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Nervenärzte. 15. Jahresvers., Cassel 1925. S. 273. F. C. W. Vogel, Leipzig 1926; vgl. auch Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. 58 (1925); Deutsche med. Wschr. **51**. 810 (1925). — *V. Frh. v. Weizsäcker: Pflügers* Arch. **201**. 317 (1923). — *H. Pette:* Deutsche Ztschr. f. Nervenheilk. **86**. 193 (1925). — *Zingerle:* Klin. Wschr. **3**. Nr. 41, 1845 (1924). — [3]) Vgl. *Georg Schaltenbrand:* Deutsche Z. f. Nervenheilk. **87**. 39 (1925); Verhandl. der Gesellsch. deutscher Nervenärzte. S. 290. 15. Jahresversammlung. Cassel 1925. F. C. W. Vogel, Leipzig 1926.

bemerkt man, daß beim Drehen des Kopfes der ganze Körper diesem aktiv folgt. Die Reizauslösung erfolgt vom Halse aus. Das zugehörige Reflexzentrum findet sich in den Pons. Während sich dieser Reflex im ersten Lebensjahr ziemlich regelmäßig auslösen läßt, ist das namentlich im 3. und 4. Lebensjahr nicht mehr der Fall.

Richtet sich ein Tier aus der Rückenlage auf, dann wälzt es sich nach rechts oder links in die Bauchlage. Dabei geht gewöhnlich der Kopf dem Körper voraus. Der menschliche Säugling zeigt das gleiche Verhalten. Später wird von der Rückenlage aus die Sitzlage eingenommen. Von dieser aus erfolgt dann das Aufstehen. Mit dem 5. Lebensjahr ist das symmetrische Aufstehen voll ausgebildet.

Wir erkennen in der ganzen Entwicklung des Verhaltens des Kindes beim Erlangen der aufrechten Stellung ein Ausgehen von Einrichtungen, die wir bei den Vierfüßern während ihres ganzen Lebens beobachten, bis zur Erreichung jener Ausbildung, die für den Menschen charakteristisch ist. Sobald in dieser späteren Periode Schädigungen im Gebiete jener, phylogenetisch jungen Organisationen eintreten, die den geschilderten Halsstellreflex unwirksam machen, dann kommt er wieder zum Vorschein. Der Abbau von Großhirnfunktionen läßt primitive Bewegungsvorgänge in Erscheinung treten. Es ist das Mittelhirn, das mit den kaudal anschließenden Anteilen des Zentralnervensystems die Prinzipalmotilität, d. h. die „groben" Bewegungsvorgänge leitet, während viele feineren Bewegungen mit den Funktionen von Großhirnanteilen in Zusammenhang stehen. Der Säugling ist zunächst ein Thalamus-Pallidum-Wesen! Erst allmählich werden die Großhirnfunktionen erschlossen.

Werfen wir nun noch einen Blick auf die unmittelbaren Folgen der Wegnahme des einen oder beider Labyrinthe und die bleibenden Ausfallserscheinungen [1]). Beim Kaninchen bemerkt man nach einseitiger Zerstörung des Labyrinthes Nystagmus der Augen, der jedoch bald verschwindet [2]). Es verbleibt eine beiderseitige Vertikalabweichung der Augen nach der Seite des weggenommenen Labyrinthes. An dieser Einstellung ist offenbar die Sacculus-Macula beteiligt. Von der erhaltenen Utriculus-Macula wird die wiederholt beschriebene Drehung des Kopfes ausgelöst. Sie nimmt im Laufe der Zeit zu. Ferner ist eine spiralige Rumpfdrehung zu beobachten. Sie wird vom Halsreflex aus verstärkt. Dieser wird durch die Kopfdrehung ausgelöst. Der Labyrinthstellreflex bewirkt, daß das noch vorhandene Labyrinth in eine Stellung gelangt, in der die Sacculus-Macula sich im Zustand der minimalen Erregung befindet [3]). Es tritt der S. 625 beschriebene Wettstreit des Halsreflexes mit dem tonischen ein. Der S. 625 genannte Körperstellreflex auf den Kopf kann die Kopfdrehung vermindern. Es ist dies z. B. beim Sitzen des Tieres der Fall. Der wesentlichste Faktor bei der genannten Stellung ist jedoch der Körperstellreflex auf den Körper selbst (vgl. S. 626).

---

[1]) Eigenartig sind anfallsweise Rollungen der operierten Tiere. Sie können auch fehlen. Es handelt sich offenbar um tonische Einflüsse und Reizsymptome. Vgl. *J. R. Ewald:* Physiol. Unters. über das Endorgan des Nervus octavus. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1892. — *C. Winkler:* l. c. S. 627, Zitat 5. — Vgl. die Abbildung in *R. Magnus:* Körperstellung. l. c. 327 ff. — [2]) *R. Magnus* u. *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **154**. 178 (1913). — *J. van der Hoeve* und *A. de Kleyn:* Ebenda. **169**. 241 (1917). — *A. de Kleyn* und *R. Magnus:* Ebenda. **178**. 179 (1920). — [3]) *R. Magnus: Pflügers* Arch. **174**. 134 (1919).

Von besonderem Interesse ist der Ausfall des Tonus bei der auf der labyrinthlosen Seite befindlichen Muskulatur [1]). Dieser Befund harrt noch der Erklärung [2]). Nach einiger Zeit stellt sich der Muskeltonus wieder her. Es schien allerdings, als ob dauernd eine Schwächung desselben verbliebe. Die Kenntnis der Bedeutung tonischer Halsreflexe auf den Tonus der Muskulatur führte zu seiner Prüfung auf beiden Körperhälften nach Ausschaltung von deren Wirkung, d. h. es wurde der Kopf gerade gestellt. Nunmehr war der vorher vorhandene Unterschied im Muskeltonus verschwunden. In dem Augenblicke, in dem beim sitzenden Kaninchen der Kopf gegen den Körper gerade gesetzt wird, sitzt es annähernd so da, wie ein normales Tier. Mit der Zeit geht die abnorme Haltung des Kopfes mehr und mehr zurück. Es wirken offenbar Körperstellreflexe korrigierend auf die Kopfstellung ein. Auch die Augen wirken mit. Man erkennt das daran, daß nach ihrer Ausschaltung die frühere Kopf- und Extremitätenhaltung wieder eingenommen wird. Schließlich spielen auch zentrale Kompensationsvorgänge eine Rolle, und zwar scheint eine erhöhte Erregbarkeit der Vestibulariskerne auf der Seite des Labyrinthverlustes einzutreten [3]). Ähnliche Befunde, wie wir sie für Kaninchen geschildert haben, finden sich auch bei Meerschweinchen [4]).

Bei Katzen [5]) und Hunden [6]) bleibt als einziger Befund nach einseitiger Wegnahme des Labyrinthes die Kopfdrehung. Als sekundäre Folgen der Halsdrehung beobachtet man Rumpfdrehung und Tonusunterschied in den Beinen. Es ist von größter Bedeutung, daß gezeigt werden konnte, daß die Folgen der einseitigen Labyrinthexstirpation viel geringere sind, wenn zuvor die ersten drei hinteren Zervikalwurzelpaare durchschnitten werden. Jetzt fehlt der Einfluß der Halsreflexe! Die Abhängigkeit des Beintonus vom Kopfstand ist aufgehoben. Beim Affen [7]) ist die Kopfdrehung auch nachweisbar. Ferner findet man die Folgen der Halsreflexe auf den Muskeltonus. Mit der Zeit erfolgt ein weitgehender Ausgleich. Nach einem Monat sind kaum mehr besondere Erscheinungen bemerkbar. Es sind offenbar die optischen Stellreflexe und die Körperstellreflexe, die an der Kompensation mitwirken. Dazu kommt noch der S. 628 erwähnte zentrale Ausgleich. Erwähnt sei noch, daß die einseitige Wegnahme des Labyrinthes bei wachsenden Tieren zu Wachstumsstörungen führt. Besonders auffallend ist das Auftreten einer Skoliose [8]).

Die Folgen doppelseitiger Labyrinthexstirpation sind zunächst schwere [9]). So schildert *Magnus*, daß Katzen nach der Operation

---

[1]) *R. Magnus* und *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **154**. 178 (1913). — [2]) Vgl. *Fritz Arndts: Pflügers* Arch. **212**. 204 (1926). — [3]) *Bechterew: Pflügers* Arch. **30**. 312 (1883). — *E. A. Spiegel* und *Th. D. Démétriades: Pflügers* Arch. **210**. 215 (1925). — [4]) *R. Dreyfuss: Pflügers* Arch. **81**. 604 (1900). — *R. Magnus* und *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **154**. 178 (1913). — [5]) *A. Kreidl:* Wiener klin. Wschr. 1896. — *M. Camis:* Arch. di farmacol. sperim. e scienze aff. **12** (1911). — *R. Magnus* und *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **154**. 178 (1913). — *R. Magnus* und *W. Storm van Leeuwen:* Ebenda. **159**. 157 (1914). — *J. G. Dusser de Barenne* und *R. Magnus:* Ebenda. **180**. 75 (1920). — [6]) *W. Bechterew: Pflügers* Arch. **30**. 312 (1883). — *M. Camis:* Folia neurobiol. **6**. 138 (1912). — *R. Magnus* und *A. de Kleyn: Pflügers* Arch. **154**. 178 (1913). — [7]) *R. Magnus: Pflügers* Arch. **193**. 396 (1922). — [8]) *B. Brand:* Nederl. tijdschr. v. geneesk. 2. 2011 (1922). — *R. Magnus:* Ergebnisse der Physiologie *(Asher-Spiro)*. **24**. 185 (1925). — Vgl. auch über vom Labyrinth aus bedingte Stellungsanomalien des Kopfes und der Augen beim Menschen: *Hans Brunner:* Monatsschr. f. Ohrenh. **55**. 331, 437 (1921). — [9]) *W. Bechterew: Pflügers* Arch. **30**. 312 (1883). — *J. R. Ewald:* Physiol. Unters. l. c. S. 629, Zitat 1. — *R. Magnus* und *W. Storm van Leeuwen: Pflügers* Arch. **159**. 157 (1914). — *R. Magnus:* Ebenda.

den Kopf gerade halten. Sie liegen dabei zumeist platt auf dem Bauche. Die Stellung des Kopfes wird durch den Körperstellreflex hervorgerufen. Nach einiger Zeit schließt sich der Halsstellreflex an. Durch ihn wird der Vorderkörper aufgerichtet. Schließlich folgt dann noch der Hinterkörper. Die Körperstellung ist jedoch labil. Die operierten Tiere fallen zur Seite. Sie stehen wieder auf, um wieder umzufallen. Nach einiger Zeit können sie besser sitzen und stehen. Bald beginnen sie dann zu kriechen und ferner breitbeinig zu laufen. Das Laufen verbessert sich dann mehr und mehr. Schließlich gelangen die Tiere wieder zu großer Geschicklichkeit. Vor allem ist bemerkenswert, daß die Muskelkraft eine gute ist. Es zeigt sich kein Tonusverlust. Die tonischen Halsreflexe sind stark entwickelt. Auch bei doppelseitig labyrinthlos gemachten Affen konnten weitgehende Ausgleichserscheinungen festgestellt werden. Unmittelbar nach der Operation vermochte das Tier zu sitzen. Bei Gehversuchen strauchelte es. Schon am folgenden Tag kletterte es geschickt. Bei dieser raschen Kompensation waren unzweifelhaft die optischen Stellreflexe besonders stark beteiligt. Wurden die Augen ausgeschaltet, dann wurde das Tier sehr unbeholfen und ängstlich.

Es liegen nun auch Erfahrungen beim Menschen vor. Es sind Störungen der Vestibularisbahn, angefangen von den zugehörigen Sinnesorganen bis zum Kerngebiet bekannt. Bei plötzlicher Zerstörung eines Labyrinthes treten stürmische Erscheinungen auf. Die auf einmal abgebrochene Zuleitung von Erregungen von der erkrankten Seite aus bedingt einen starken Nystagmus horizontalis und rotatorius zur gesunden Seite. Es tritt heftiges Schwindelgefühl auf, begleitet von Übelkeit und Erbrechen. Es zeigen sich ferner Gleichgewichtsstörungen (vestibulare Ataxie), die sich namentlich auch beim Gehen zeigen. Alle diese Symptome gehen mit der Zeit zurück. Schließlich läßt sich die vorhandene Störung nur an Hand von Versuchen entscheiden. Es gelingt nicht, von der erkrankten Seite aus den kalorischen Nystagmus (vgl. S. 276) auszulösen. Selbstverständlich muß bei der Untersuchung auf die Labyrinthfunktionen stets in Betracht gezogen werden, daß die zugehörigen Zentren und vor allem auch die motorischen Anteile des Reflexbogens in Ordnung sein müssen, sollen die zu erwartenden Vorgänge zur Geltung kommen. So würde z. B. eine Unterbrechung des hinteren Längsbündels es verunmöglichen, daß ein auf das Labyrinth ausgeübter Reiz in Augenbewegungen zur Auswirkung kommt. Wir erkennen aus dem Dargelegten, daß auch beim Menschen nach Ausfall von Labyrinthfunktionen weitgehende Kompensationen erfolgen. Sicherlich spielt dabei der Lichtsinn eine bedeutsame Rolle.

Die systematische Erforschung aller jener Einrichtungen, welche die Körperstellung beherrschen, hat es ermöglicht, festzustellen, wo im Zentralnervensystem die Umschaltestellen von der sensiblen auf die zugehörige motorische Bahn liegen. Überraschender Weise ließ sich zeigen, daß das Kleinhirn, obwohl es Beziehungen zum N. vestibularis besitzt (vgl. S. 598), für die vom Labyrinth auslösbaren Reflexe nicht in Frage kommt[1]). Es steht nicht fest, was die anatomisch nachgewiesene Vestibularis-Kleinhirnbahn

---

163. 405 (1916). — *J. G. Dusser de Barenne* und *R. Magnus:* Ebenda. **180**. 75 (1920). — *R. Magnus:* Ebenda. **193**. 396 (1922). — [1]) *R. Magnus: Pflügers* Arch. **159**. 224 (1914). — *A. de Kleyn* und *R. Magnus:* Ebenda. **178**. 124 (1920). — Vgl. weitere Angaben und Abbildungen bei *R. Magnus:* Körperstellung. l. c. S. 547 ff.

für eine Bedeutung hat. Es spricht vieles dafür, daß die Schaltstelle im Wurm des Kleinhirns in der Hauptsache Beziehungen zur Großhirnrinde vermittelt [1]). Was die einzelnen Reflexe anbetrifft, so bestehen die folgenden Beziehungen [2]). Die Auslösung der tonischen Labyrinthreflexe auf die Extremitätenmuskulatur erfolgt von der Utriculus-Macula aus. Die Zentren liegen hinter der Eintrittsebene des Vestibularis in der Medulla oblongata. Von größter Bedeutung ist, daß jede der genannten Maculae mit den Zentren der Extremitätenmuskulatur beider Seiten in Beziehung steht. Beim Menschen ist beobachtet worden, daß jedes Labyrinth einen fördernden Einfluß auf den Muskeltonus der gleichen und einen hemmenden auf denjenigen der anderen Seite hat [3]). Impulse, die den Tonus der Halsmuskulatur beeinflussen, werden auch von der Utriculus-Macula vermittelt. Die entstandene Erregung teilt sich dem Ramus utricularis mit. Die Zentren liegen auch hinter der Eintrittsebene des Vestibularis. Jede Macula ist mit der Nackenmuskulatur einer Körperseite verbunden, und zwar in dem Sinne, daß Rechts- und Linksdreher für sich innerviert sind.

Was nun die Auslösung der tonischen Halsreflexe anbetrifft, so kommen als Reizaufnahmestellen die dem Drucksinn zugehörigen Sinnesorgane und tiefer gelegene in Betracht. Die sensible Bahn betritt durch die drei bis vier obersten zervikalen Hinterwurzelpaare das Rückenmark. Die Zentren liegen im ersten und zweiten Zervikalsegment. Sie unterhalten Beziehungen zu den beiderseitigen Zentren der Extremitätenmuskulatur in der Hals- und Lendenschwellung des Rückenmarks.

Was die Stellreflexe anbetrifft, so ist, wie schon S. 624 ausgeführt, das Mittelhirn unentbehrlich, und zwar liegen die in Frage kommenden Zentren in seiner ventralen Hälfte. Für die Labyrinthstellreflexe, die den Kopf aus asymmetrischen Lagen in die Symmetriestellung zurückführen, ist die Sacculus-Macula das Reizaufnahmeorgan. Die Erregung wird durch den Ramus saccularis zentral geleitet. Die Zentren befinden sich im Mittelhirn. Beeinflußt wird von jedem Utriculus aus die Halsmuskulatur einer Seite. Hierzu ist zu bemerken, daß bei der Zurückführung des Kopfes aus allen möglichen Stellungen in die Symmetriestellung auch die Statolithen der Utriculus-Macula in Stellungen geraten müssen, die eine Erregung auslösen bzw. die bereits vorhandene verstärken. In welcher Weise sich dieser Umstand bei dem Labyrinthstellreflex geltend macht, wissen wir zur Zeit noch nicht. Es wird von größtem Interesse sein, herauszubekommen, wie sich Erregungen, die gewiß sehr oft von beiden Macula-Arten ausgehen, auswirken. Gewiß sind Vorrichtungen vorhanden, die Tonus regelnd bei der Durchführung von Stellungsänderungen wirken.

---

[1]) Vgl. auch *E. Wodak* und *Fischer:* Deutsche med. Wschr. **51**. 2022 (1925). — [2]) Vgl. hierzu und zu den folgenden Darlegungen: *R. Magnus: Pflügers* Arch. **159**. 224 (1914); **163**. 405 (1916). — *A. de Kleyn* und *R. Magnus:* Ebenda. **178**. 124 (1920). — *A. de Kleyn:* Arch. f. Ophthalm. **107**. 480 (1922). — *G. G. J. Rademaker:* Die Bedeutung der roten Kerne und des übrigen Mittelhirns für Muskeltonus, Körperstellung und Labyrinthreflexe (übersetzt von *E. Le Blanc*). J. Springer, Berlin 1926. — Vgl. auch *E. A. Spiegel* und *A. A. Goldbloom: Pflügers* Arch. **207**. 361 (1925). — *E. A. Spiegel:* Klin. Wochenschr. **5**. 277 (1926). — [3]) *E. Wodak* und *Max Heinrich Fischer:* Münch. med. Wochenschr. **69**. 193 (1922).

Die Auslösung der Körperstellreflexe auf den Kopf erfolgt von Sinnesorganen aus, die in der Haut und tieferen Geweben des Rumpfes und der Extremitäten eingebettet sind. Das gleiche gilt für die Reizaufnahmestellen, die den Körperstellreflex auf den Körper in die Wege leiten. In beiden Fällen befinden sich die Zentren im Mittelhirn. Die Beeinflussung der Muskulatur erfolgt einseitig. Erwähnt sei, daß für die bestimmten Aufgaben dienenden Zentren eng begrenzte Stellen im Mittelhirngebiet nachgewiesen werden konnten. Wir wollen die genauere Lokalisation deshalb hier nicht nennen, weil die Befunde im wesentlichen nur am Kaninchen und an der Katze erhoben sind. Für den Menschen besitzen wir aus naheliegenden Gründen noch keine genauen Kenntnisse über die entsprechenden Lokalisationen. Sicherlich wird die genauere Prüfung der Ausfallserscheinungen bei Störungen, die das Mittelhirn betreffen, auch hier vorwärts führen, obwohl natürlich die Feststellung von Veränderungen in dem erwähnten Gebiete von Reflexvorgängen recht schwer sein wird, weil sie bei uns in ihrer Bedeutung gegenüber den optischen Stellreflexen stark zurücktreten. A priori könnte man vermuten, daß sie namentlich bei Blindgeborenen eine andere Rolle spielen als bei Sehenden.

Die den Halsstellreflexen zugehörigen Zentren liegen bedeutend weiter kaudalwärts als jene, welche die übrigen Stellreflexe vermitteln. Sie liegen in der Nähe jener Zentren, welche die tonischen Halsreflexe vermitteln. Beeinflußt wird einseitig die Hals- und Rumpfmuskulatur.

Betrachten wir nunmehr jene Reflexvorgänge, die die Drehreaktionen des Kopfes vermitteln. Reizaufnahmestellen sind die Cristae ampullares. Die Leitungsbahn wird durch die entsprechenden Rami ampullares dargestellt. Die Zentren liegen hinter der Eintrittsebene der Nervi octavi. Von ihnen aus verlaufen Bahnen zu den Zentren der Hals- und Rumpfmuskeln (das letztere gilt insbesondere für Affen und Menschen). Für den Kopfnystagmus scheinen die gleichen Zentren in Betracht zu kommen. Auch die Auslösung jener Reaktionen, die auf Progressivbewegungen erfolgen, geht von den Cristae aus. Die zugehörigen Zentren liegen gleichfalls hinter der Eintrittsebene des N. octavus. Von ihnen aus gehen Verbindungen zu den im Rückenmark gelegenen motorischen Muskelzentren.

Schließlich müssen wir noch der reflektorischen Beeinflussung des Tonus der Augenmuskeln und der Augenstellungen gedenken. Einheitlich ist offenbar in der ganzen Tierreihe die Auslösung der Augendrehreaktionen. Sie erfolgt von den Cristae ampullares aus. Die zugehörigen Zentren liegen zwischen dem Eintritt des Oktavus in die Medulla oblongata und den Augenmuskelkernen. Über die Bahnen, welche die Beziehung zwischen zentralem Vestibularisgebiet und den einzelnen Augenmuskelkernen herstellen, haben wir uns schon S. 276 eingehend unterhalten. Für die tonischen Halsreflexe auf die Augen kommen die gleichen peripheren Einrichtungen in Betracht, wie für die Auslösung anderer vom Halse ausgehender Reflexe. Es bestehen Verbindungen zu sämtlichen Augenmuskelkernen.

Nicht so einheitlich lassen sich die Verhältnisse für jene Wechselbeziehungen zwischen Sinnesorganen, zugehörigen Zentren und motorischen Anteilen des Reflexbogens darstellen, welche die kompensatorischen Augenstellungen bedingen. Wir haben Vertikalabweichungen und Raddrehungen zu unterscheiden. Beim Kaninchen kommt als Reizaufnahmeapparat für die

ersteren die Sacculus-Macula in Betracht. Das zugehörige Zentrum liegt zwischen Oktavuseintritt und Okulomotoriuskern. Jede Macula ist mit dem Kern für den Rectus superior der gleichen und mit demjenigen des Rectus inferior der anderen Seite in Verbindung. Ob noch andere Beziehungen und insbesondere solche zu den Antagonisten der genannten Augenmuskeln bestehen, steht noch nicht fest. Für die Auslösung der Raddrehungen sind die zugehörigen Sinnesorgane noch nicht ermittelt. Die Zentren liegen auch hier zwischen dem Eintritt des Oktavus in die Medulla und den Augenmuskelkernen. Die zentrifugale Bahn wird durch den Okulomotorius und den Trochlearis dargestellt. Es steht jedes Labyrinth mit den Kernen dieser Nerven beider Seiten in Beziehung. Es scheint, daß der Kern für den Abduzens (M. rectus externus) und derjenige für den M. rectus internus bei der vom Labyrinth ausgelösten Kompensation der Augenstellung unbeteiligt ist. Bei jenen Tieren, bei denen die Augen frontal stehen, sind die Beziehungen zwischen den im Labyrinth befindlichen Maculae und den Augenmuskelkernen anders eingeordnet.

Obwohl wir uns bei der Darstellung der Beziehungen der Labyrinthsinnesorgane zu den zugehörigen Zentren und der von diesen ausgehenden Verbindungen zu bestimmten motorischen Kerngebieten ganz und gar auf Beobachtungen stützen mußten, die an Tieren gemacht worden sind, und wir nicht über die entsprechenden Einrichtungen bei uns berichten konnten, dürfen wir annehmen, daß beim Menschen die Verhältnisse in den Grundzügen die gleichen sind. Wir erkennen, wie in das Zentralnervensystem vom Mittelhirn abwärts ein nervöser Apparat eingebaut ist, der mannigfaltige Beziehungen nach der Peripherie hat. Einesteils werden ihm Erregungen zugeleitet, und zwar solche, die der Nervus vestibularis von seinen verschiedenen Wurzeln aus erhält. Ferner dienen Sinnesorgane als Reizaufnahmestellen, die in verschiedenen Körpergegenden in die Haut und in tiefer liegende Gewebe eingebettet sind.

Es ist von größtem Interesse, noch tiefer in die Beziehungen der angeführten sensiblen Zentren zu jenen zentralen Stellen einzudringen, die mit den zugehörigen motorischen Bahnen verknüpft sind. Nun liegt im ventralen Teil des Mittelhirns ein mächtiger Kern, der Beziehungen zu motorischen Rückenmarkszentren aufweist. Es ist dies der Nucleus ruber. Die von ihm ausgehende Bahn — Tractus rubro-spinalis — kreuzt unmittelbar nach ihrem Beginn die Mittellinie — zum größten Teil und vielleicht auch ganz — (Decussatio ventralis tegmenti, *Forel*). Es zeigte sich, daß der rote Kern für die normale Tonusverteilung, für die Durchführung der Labyrinth- und Körperstellreflexe auf den Körper notwendig ist[1]). Nach erfolgter Zerstörung des Nucleus ruber bzw. der *Forel*schen Kreuzung fallen jene Reflexe aus. Dagegen ist der Einfluß der Körperstellreflexe auf den Kopf noch vorhanden.

Es sei zum Schlusse noch erwähnt, daß Einrichtungen, die den Statolithenapparaten entsprechen in der Tierreihe bis weit hinein in das Reich der Wirbellosen verbreitet sind. Man darf allerdings nicht ohne weiteres aus ähnlichen Strukturen auf entsprechende Funktionen schließen. Es ist

---

[1]) *G. G. J. Rademaker:* Klin. Wschr. **1**. 404 (1923); In.-Diss. Utrecht 1924; l. c. S. 632, Zitat 2. — *R. Magnus* und *G. G. J. Rademaker:* Schweiz. Arch. f. Neurol. u. Psychiatrie. **13**. 408 (1923).

an und für sich von großem Interesse, daß Zellen mit Härchen, die teils frei, teils in gallertartige Massen eingebaut sind, vielfach als Reizaufnahmestellen dienen. Es sei an das Riech- und Schmeckepithel, an die Haarzellen im *Corti*schen Organ und an das Sinnesepithel der Labyrinthsinnesorgane erinnert. Schon bei den Medusen stößt man auf Zellen, die Härchen aufweisen und auf solche, die Konkremente enthalten. Es war nahe liegend, an Sinnesorgane zu denken, für welche die Schwerkraft als Reiz auslösendes Moment in Frage kommt. Gleichgewichtsverschiebungen könnten, indem sie jene anorganischen Zellinhaltsstoffe in eine andere Lage bringen, einen Zustand schaffen, der zu einer Reaktion führt, als deren Erfolg die Wiederherstellung des Gleichgewichtes angesehen werden könnte[1]). Es fehlt jedoch an ausreichend eindeutigen Untersuchungen, um die Frage nach dem Vorkommen von Statolithenorganen in der Reihe der Medusen, Siphonophoren, Ctenophoren eindeutig zu entscheiden. Als Statozysten bezeichnete Gebilde finden sich weiterhin bei Würmern, Tunicaten, Echinodermen, Mollusken, Crustaceen. Auch bei Insekten werden besondere Sinnesorgane zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichtes vermutet. Überall spielt die Frage nach der Ansprechbarkeit der erwähnten Einrichtungen auf Schallwellen mit hinein. Von hohem Interesse ist die Feststellung, daß bei Krebsen[2]) und Cephalopoden[3]) und insbesondere auch bei der Meeresschnecke Pterotrachea[4]) Sinnesorgane nachgewiesen werden konnten, die für die genannten Organismen ähnliche Funktionen erfüllen, wie die Statolithenapparate bei uns. Nach ihrer Entfernung zeigten sich charakteristische Ausfallserscheinungen, nämlich Bewegungsstörungen und Unfähigkeit die normale Körperlage einzunehmen. Weiterhin wurden Einflüsse auf die kompensatorischen Augenbewegungen und endlich auf den Tonus der Körpermuskulatur festgestellt. Es stehen reiche Ergebnisse zu erwarten, wenn die an Hand der oben erwähnten Forschungen an Säugetieren gemachten Erfahrungen auf Versuche an den genannten Wirbellosen übertragen werden, gilt es doch auch bei diesen, sorgfältig zu analysieren, inwieweit die besondere Stellung der Tiere nach Wegnahme von Statozysten schuld an der Herabsetzung des Muskeltonus ist. Ferner ist zu prüfen, inwieweit diese die Bewegungsstörungen bedingt.

---

[1]) Vgl. hierzu u. a. *G. J. Romanes:* Philos. transact. royal soc., London. **166**. 269 (1876); **167**. 659 (1877). — *Y. Delage:* C. r. de l'acad. des sc. **103**. 798 (1886); Arch. de zool. expérim. et génér. **5**. (2). 1 (1887). — *Cuénot:* Arch. de biol. **11**. 313 (1891). — *Th. W. Engelmann:* Zool. Anz. **10**. 439 (1887). — *Verworn: Pflüger*s Arch. **50**. 423 (1891). — *L. Murbach:* Americ. j. of physiol. **10**. 201 (1903); 7th ann. report. Michigan acad. of sc. 86 (1905). — *A. Bethe:* Festschrift f. *R. Hertwig*. **3**. 83. G. Fischer, Jena 1910. — *P. Bonnier:* C. r. de la soc. de biol. 187, 385 (1893); 745 (1895). — *P. Ilyin:* Zbl. f. Physiol. **13**. 691 (1900); **14**. 361 (1900). — *V. Bauer:* Z. f. allg. Physiol. **10**. 231 (1909). — *W. v. Buddenbrock:* Sitzungsber. der Heidelberger Akad. der Wissensch., math.-physik. Kl. 28 (1911). — Vgl. weitere Literatur bei *E. Mangold* im Handbuch der vergleichenden Physiologie (herausgeg. von *Hans Winterstein*). **4**. 841 ff. G. Fischer, Jena 1913. — [2]) *M. Bunting: Pflüger*s Arch. **54**. 531 (1893). — *G. P. Clark:* Zbl. f. Physiol. **8**. 626 (1894); J. of physiol. **19**. 327 (1896). — *A. Fröhlich: Pflüger*s Arch. **103**. 149 (1904). — *V. Bauer:* Z. f. allg. Physiol. **8**. 343 (1908). — [3]) *Y. Delage:* C. r. de l'acad. des sc. **103**. 798 (1886); Arch. de zool. expérim. et génér. **5**. (2). 1 (1887). — *v. Uexküll:* Z. f. Biol. **31**. 584 (1894). — *L. J. J. Muskens:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 49 (1904). — *A. Fröhlich: Pflüger*s Arch. **102**. 415 (1904). — [4]) *P. Ilyin:* Zbl. f. Physiol. **13**. 691 (1900); **14**. 361 (1900). — *S. Tschachotin:* Z. f. wissensch. Zool. **90**. 343 (1908). — *Polimanti:* Z. f. allg. Physiol. **12**. 380 (1911).

In ganz besonders schöner Weise läßt sich die Funktion der mit Statolithen versehenen Sinnesorgane bei Krebsen nachweisen. Manche Arten verlieren die Statolithen bei der Häutung. Bringt man sie, bevor sie Gelegenheit hatten, sich neue Steinchen in die offene Statozyste einzuführen, in reines Wasser, dann hat man sie ohne jeden Eingriff im Zustand der Ausschaltung der Statolithenapparate. Hummerlarven schwimmen in diesem Zustand mit dem Bauch nach oben. Es wurde nun dem Krebse Palaemon xiphias und squilla zum Ersatz der bei der Häutung verloren gehenden Statolithen Eisenstaub zur Verfügung[1]) gestellt. Die Krebse ergriffen ihn mit der Schere und führten ihn in die im basalen Gliede der inneren Antenne liegende Statozyste ein. Wurde nun einem solchen Tier der Pol eines Elektromagneten genähert, so zeigten sich keine besonderen Erscheinungen. Es blieb ruhig. Erst dann, wenn der elektrische Strom geschlossen und der Magnetstab in einen Magneten verwandelt war, änderte sich das Bild. Das Tier drehte sich von diesem weg, so daß die Medianebene seines Leibes eine Neigung erfuhr, und zwar entfernte sich diese umso stärker vom Magneten weg, je mehr dieser dem Tier genähert wurde. Wurde der Magnet z. B. von rechts oben her genähert, während das Tier sich in normaler Stellung befand, dann neigte es sich mit dem Rücken nach links. Erfolgte die Annäherung von der entgegengesetzten Seite, so neigte es sich mit dem Bauch nach links. Bei diesen Seitwärtsneigungen führten die Krebse Augenbewegungen aus, und zwar drehten sich die Augen bei einer Drehung nach rechts um die Längsachse des Tieres nach links zurück. Erfolgte die Annäherung des Magnetpoles von unten und seitlich, dann neigte sich das Tier mit dem Rücken nach der Seite des Magneten. Jeder Veränderung der Lage des Körpers folgten entsprechende kompensatorische Augenbewegungen. Bei den Lageveränderungen handelt es sich um eine Reaktion, die durch die Veränderung der Lage der Statolithen bedingt ist. Nehmen wir als Beispiel die Lage des Magnetpols unten und links seitlich vom Tier. Er zieht die eisernen Statolithen an. Sie werden entsprechend der Resultante von Schwerkraft und magnetischer Kraft verlagert. Es entsteht genau der gleiche Zustand, wie wenn der Körper des Krebses passiv in eine Lage gebracht worden wäre, die zu der gleichen Lage der Statolithen, wie im geschilderten Beispiel, führt. Es kommt zu einer entsprechenden Reizauslösung. Der Erfolg ist eine Bewegung des Tieres. Es sucht, die normale Lage einzunehmen und neigt sich nach der entgegengesetzten Seite. Es ist gewiß von großem Interesse, bei wirbellosen Tieren auf Einrichtungen zu stoßen, die gleiche Vorgänge beherrschen, die auch bei uns in ganz entsprechender Weise von Reflexen aus geleitet werden.

[1]) *A. Kreidl:* Sitzungsber. d. Akad. der Wissensch. in Wien, math.-naturw. Kl. **102.** (3). 149 (1893). — Vgl. auch *Prentiss:* Bullet. mus. compar. zool. Harvard. **36.** 239 (1901).

Sachverzeichnis.

(Die Ziffern bedeuten die Seitenzahlen.)

A.

Abduzenskern 266.
Aberration, chromatische 82.
— sphärische 76.
Abgeschlagensein, Gefühl des 561.
Abklingen der Tonempfindung 384.
Abschreiben 371.
Abstand der brechenden Flächen im Auge 73.
Achromate 84.
Achsenametropie 117.
Achsenband der Gehörknöchelchen 335.
Achsenhyperopie 117.
Achsenmyopie 117.
Acusticuskern, ventraler 354.
Adäquate Reize 8.
Adaptation 31.
— Berührungssinn 542.
— innerhalb des Geruchssinnapparates 465.
— und Sehpurpur 191.
— beim Sehvorgang 147.
— beim Temperatursinn 505.
— an die Winkelbeschleunigung 586.
Adaptationskurven 149, 150.
Aderhaut 41.
Aditus ad antrum 333.
Adrenalin, Einfluß auf Pupille 100.
Adstringierender Geschmack 481.
Äquator des Augapfels 250.
Ärger 18.
Ageusie 491.
Agnosie, optische 225.
Akkommodation des Auges 106.
Akkommodationsbreite 115.
Akkommodationsgebiet 115.
Akkommodationskraft 115.
Akkommodationsmuskel 42, 109.
Akkommodationsphosphen 128.
Akkommodationsvorgang 109.
Akkommodationszentrum 110.
Aktionsströme, Augenmuskeln 272.
— im N. opticus 220.
— in Sinneszellen und Nerven, ihr Verlauf 27.
Akustik 323.
Akustische Reizschwelle 381.
Akustischer Lidreflex 409.
Akustisches Empfindungszentrum 357.
Albinos 44, 86.
Alexie 226.
Alkoholamblyopie 208.
Allgemeine Schwelle 23.
Alt 412.
Alter und Schmerzempfindungen 525.
Altersstar 60.
Altersweitsichtigkeit 116.
Amakrine Zellen 48.
Amaurose 209.
Amblyopie, toxische 208.
Amboß 333.
— -Steigbügelgelenk 334.
Ametropien 117.
Amusie 361.
Amusische Störungen 375.
Analgesie 519, 524.
Anblaserohr 417.
Angst 18.
Anisokorie 95.
Anklingen der Tonempfindung 384.
Anosmie 453.
Ansa Vieussenii 99.
Ansatzraum 411.
Ansatzrohr 411, 437, 438.
Antitragus, Funktion 326.
Antrum mastoideum 329.
Aphakie 117.
Aphasie 364.
— amnestische 368.
— motorische 364.
— sensorische 365.
— subkortikale motorische 372.
— — sensorische 372.
— transkortikale motorische 372.
— — sensorische 372.
Aplanatische Systeme 84.
Apochromate 84.
Appetit 562.
Apraxie 364.
Aquaeductus cochleae 346.
Arachnoidea, Scheide des N. opticus 49.
Arcus senilis 60.
Area frontalis intermedia (Blickzentrum) 261.
— striata 215.
*Argyll-Robertson*sches Phänomen 103.
Aristoteles, Versuch von 576.
Arteria centralis retinae 50.
Artt. ciliares posteriores longae und breves 41.
Articulatio crico-arytaenoidea 418.
— crico-thyreoidea 414.
Artikulationsstellen für Konsonanten 444.
Astereognosis 575.
Astigmatismus 78.
— regelmäßiger und unregelmäßiger 79.
Ataxie 580.
— radiculäre 581.
— spinale 581.

Ataxie vestibulare 631.
— zerebellare 581.
Atemnot 17.
— Gefühl der 562.
Atemreflex 432.
Atropin, Einfluß auf den Akkommodationsmuskel 109.
— Einfluß auf Pupille 100.
Atropinauge 101.
Auditio colorata 408.
Auflösungsvermögen des Auges 131.
Aufstehvorgang beim Menschen 628.
Augapfel, Bewegungen 247.
— — Geschwindigkeit der 273.
— Stellungen 253.
Auge als Camera obscura 54.
— emmetropes 105.
— hyperopes 119.
— myopes 117.
— Flüssigkeitsaustausch im 58.
— imaginäres 237.
Augendrehreaktionen 607.
— ihre Vermittlung 276, 633.
Augenkammer, vordere und hintere 43.
Augenleuchten 41, 87.
Augenmaß 288.
Augenmuskelfibrillen, ihre Feinheit 268.
Augenmuskelkerne 266.
Augenmuskeln, Aktionsströme 272.
— äußere, ihre Funktion 247.
— gerade 248.
— schiefe 248.
— Innervation 260.
Augennystagmus 67.
Augenspiegel 88.
Augenstellungen, Einflüsse auf diese 278 ff.
— kompensatorische, ihr Zustandekommen 633.
— und Labyrinth 275.
Äußeres Ohr 325.
Äußerer Gehörgang 326.
Aussparung der Makula 218.

B.

Balken, Bedeutung für Hörvorgang 361.
Bariton 412.
Baritonstimme 441.
Baß 412.
Baßstimme 441.
*Bechterew*scher Kern 598.
Becquerelstrahlen, Einfluß auf Netzhaut 138.
Begleitempfindungen der Geruchsempfindung 460.
Begriff 14.
Beklemmung, Gefühl der 562.
Belichtungsstrom der Netzhaut 144.
*Bell*sches Phänomen 262.
Berührungsempfindungen 536 ff., 548.
— Lokalisation 34.
Berührungssinn 536 ff.
— zugehörige Nervenbahnen 565.
Berührungsstellreflex 626.
Beschaffenheit, mikro- und makromorphe 557.
Bestandstrom der Netzhaut 144.
Betasten 551.
Beugebereitschaft 622.
Bewegung passive bzw. geführte 551.
Bewegungen, ihre Erkennung 310.
— Sehschärfe für 310.
Bewegungsempfindungen 551.
Bewegungserkennungszentrum 312.
Bewegungsgesetz (Augen) 256.
Bewegungsnachbilder, negative 313.
Bewegungsnystagmus, optischer 274.
Bewegungstäuschungen 312.
Bewegungswahrnehmungen 310, 551.
Bewußtsein 21.
Bild, primäres 159.
— sekundäres 160.
— tertiäres 160.
Bildlinien 80.
Binnenmuskeln des Ohres 337.
Binokularer Simultankontrast 177.
Binokulares Einfachsehen 229 ff.
Bitter (Geschmack) 482.
Bleichungswert des Sehpurpurs 141.
Blendung 191.
Blendungsschmerz 169, 514.
Blickbahn 261.
Blickfeld, binokulares 232.
Blicklinie 250.
Blickpunkt 254.
Blickzentrum, präzentrales bzw. frontales 261.
— okzipitales 263.
— temporales 264.
Blinder Fleck 126.
Blindgeborene, Tiefenwahrnehmung bei 303.
Blut, Einfluß auf die Pupillenweite 98.
Blutgefäße, Auslösung von Schmerzempfindungen 531.
Bogengänge 344.
— Funktion der in ihnen enthaltenen Sinnesorgane 584 ff.
Bogengangsapparat 589 ff.
Brauen, Funktion der 63.
Brechende Flächen des Auges, Abstand der 73.
— — — — Krümmungsradius 73.
— — — — Brechungsindex 73.
Brechkraft, Maß der 75.
Brechungsindex 66.
— der brechenden Flächen des Auges 73.
Brechungskoeffizient 66.
Brechungsverhältnis 66.
Brennen, Empfindung von 516, 518.
Brennend-heiß, Empfindung 507.
Brille 65.
*Broca*sche Stelle 364.
*Brown-Séquard*scher Symptomenkomplex 574.
*Brücke*scher Muskel 42.
Bruststimme 423.
Buchstabenbild, optisches 369.
Bulbus oculi, Bewegungen, Geschwindigkeit der 273.
— — Bau 39 ff.
— — Bewegungen 247.
— — Stellungen 253.
— olfactorius 449.
Bündel, makuläres bzw. papillo-makuläres 208.
*Burdach*scher Strang 568.

C.

Camera obscura, Auge als 54.
Canales semicirculares 345, 594.
Canalis Fallopiae 337.
— utriculosaccularis 592.
Cartilagines arytaenoideae 413.
Cartilago cricoidea 413.

Cartilago thyreoidea 413.
Cavum tympani 329.
Cellulae pneumaticae 329.
Centrum cilio-spinale 99.
Cephalopoden, Sinnesorgane für Gleichgewicht 635.
Cerumen 327.
Chiasma 208.
Chorda tympani, Vermittlung von Geschmacksempfindungen 8, 475.
Choriocapillaris 41.
Chorioidea 41.
Chromasie 84.
Chromatische Aberration 82.
*Cladni*sche Staubfiguren 401.
*Clarke*sche Säule 569.
*Claudius*sche Zellen des *Corti*schen Organes 353.
Cochlea 345.
Cochleariskern, dorsaler 354.
— ventraler 355.
Cochleo-palpebraler Reflex 409.
Columella 333, 400.
Conjunctiva, Verteilung der Kaltpunkte 495.
Conus elasticus 416.
Cornea 39.
— Verteilung der Kaltpunkte 495.
Corpora quadrigemina anteriora 208.
— — posteriora (Hörbahn) 357.
Corpus ciliare 41, 42.
— geniculatum externum (laterale) 208, 212.
— — mediale 356.
— trapezoides der Hörbahn 355.
— vitreum 51.
*Corti*scher Tunnel 352.
*Corti*sches Organ 352.
Cristae acusticae 593.
— ampullares 593.
— staticae 593.
— — Funktionen 584 ff.
Crustaceen, Statocysten bei 635.
Ctenophoren, Statolithenapparate bei 635.
Cupula 346.
— der Cristae staticae 594.

D.

Daltonismus 165.
Dämmerungssehen, Farbenblindheit beim 153.
Dämmerungswerte bestimmter Strahlenarten 141.
Dämmerungswerte verschiedener Lichter 154.
Dauerschwelle für die Schallwahrnehmung 383.
Deckfeld 231.
Deckstellen der Retinae 215, 235.
Deckzellen der Geschmacksknospen 473.
Decussatio ventralis tegmenti 634.
*Deiters*sche Zellen des *Corti*schen Organes 353.
*Deiters*scher Kern 598.
Dermatome 573.
Deuteranomalie 166.
Deuteranopie 166.
Déviation conjuguée 261.
Diabetes mellitus, Linsentrübungen beim 60.
Dichromaten 167.
Differenzton 391.
Diktatschreiben 371.
Dioptrie 75.
Dioptrischer Apparat, das Auge als 53, 64 ff.
Diotisches Hören 406.
Diphtonge 440.
Diplacusis binauralis dysharmonica 398.
Divergenzwinkel 241.
Donders Regel 256.
Donnanpotential 57.
Doppelbilder, gleichseitige bzw. gleichnamige 238.
— gekreuzte bzw. ungleichnamige 238.
Dopplers Prinzip 324.
Dorsaler bzw. triangulärer Kern 598.
Drehbewegungen des Augapfels 247.
Drehempfindung, Reizschwelle 609.
Drehnachreaktionen 604.
Drehnystagmus 274.
Drehreaktionen 604.
— Lage der Zentren für ihre Auslösung 633.
Dreifarbentheorie 195.
Dreikomponententheorie 195.
Druck, intraokularer 55.
— subglottischer 425.
Druckempfindungen 536 ff., 548.
Druckgefühlsinnstellen 554.
Druckpunkte 538.
Drucksinn 536 ff.
— zugehörige Nervenbahnen 565 ff.
Ductus reuniens 349.
Duftstoffe 447.
Duftstoffe und Geschlechtstrieb 447.
Dunkeladaptation 147.
Duplizitätstheorie (Sehvorgang) 192.
Dura mater, Auslösung von Schmerzempfindungen 531.
— — Scheide des N. opticus 49.
Durst 562.
Durstgefühl 17.
Dyspnoe, Einfluß auf Pupillenweite 98.

E.

Echinodermen, Statozysten bei 635.
*Edinger-Westphal*sche kleinzellige Lateralkerne 97.
Eigendunkel 184.
Eigenhell 184.
Eigenlicht der Netzhaut 124.
Einfachsehen, binokulares 229 ff.
— — angeboren oder erworben? 240.
Eingeschlafensein, Verhalten der Temperaturempfindung beim 501.
Einschleichen des Reizes 33.
Einstellungsbewegungen des Kopfes und der Augen 609.
Eisenbahnnystagmus 274.
Ekel 17.
— Gefühl des, Lokalisation 35.
Elektrischer Geschmack 484.
Elektromotorische Erscheinungen in Sinnesorganen 26.
Eminentia pyramidalis 337.
Emmetropes Auge 105.
Empfindlichkeitswerte (Sehvorgang) 150, 151.
Empfindungen 4.
— exzentrische Projektion 33.
— gemischte, bei Temperatureinflüssen 507.
— Lokalisation 33.
Empfindungsdauer (Sehvorgang) 177.
Empfindungsfläche 134.
Empfindungskreis 134.
Empfindungskomplex 4.
Empfindungszeit (Sehvorgang) 177.
Endkolben, *Krause*sche 495.
Endolymphe 349, 589.
Energie, elektrische 6.

Energie, strahlende 6, 38.
Energiemengen, kleinste (zur Auslösung einer Lichtempfindung ausreichende) 156.
Enophthalmus 99.
Entfernungsschätzen beim Hören 406.
Entfernungsschätzung 286, 308.
Entfernungstäuschungen bei Berührungen 578.
Enthirnungsstarre 614.
— beim Menschen 615.
Entoptische Erscheinungen 128.
— Wahrnehmungen 91.
Entotische Wahrnehmungen 408.
Erheben des Menschen, Mechanismus des 628.
Erhebungswinkel (Blicklinie) 254.
Erinnerung 14.
Erinnerungszentren 14.
Erregbarkeit der Netzhaut, ihre Abhängigkeit vom Grade der Belichtung 148.
Erregung 5.
Erregungsverlauf, zeitlicher in der Netzhaut 157.
Erschöpfung 17.
Erythropsie 203.
Eserin, Einfluß auf Pupille 100.
Eserinauge 101.
Esophorie 258.
Explosivlaute 444.
Exterozeptive Reize 560.
Exzentrische Projektion von Empfindungen 33.

F.

Fadenapparat der Stäbchenzelle 45.
— der Zapfenzelle 45.
Fader Geschmack 486.
Falsettstimme 423.
Farben, bunte 181.
— gesättigte und ungesättigte 180.
— Sättigungsgrad 180.
— tonfreie und getönte 181.
— verhüllte 180.
Farbenblindheit beim Dämmerungssehen 153.
— der Peripherie der Netzhaut 164.
— erworbene 201.
Farbenblindheit, Vererbung 166.
— teilweise von Netzhautanteilen 164.
— vollständige 165.
Farbendreieck 186.
Farbenempfindungen 153.
Farbengedächtnis 224.
Farbengleichungen 188.
Farbenkontrast 170.
Farbenkreis 181.
Farbenkreisel 183.
Farbensehen 179 ff.
Farbensinnprüfung 167.
Farbensinnstörungen 165.
Farbentöne 181.
Färbung, lokale, Berührungssinn 547.
Fasciculus solitarius 431.
Faserkörbe der Retina 48.
*Fechner*s Fassung d. *Weber*schen Regel 25.
Fenster, ovales 333.
— rundes 340.
Fernpunkt des Auges 105.
Fernsinn 37.
Ferntastung 557.
Fila olfactoria 450.
Fissura calcarina 214.
Fistelstimme 423.
Fleck, blinder 126.
— gelber 49.
Flimmern, Ursache 189.
Florkontrast zur Farbensinnprüfung 167.
Fluoreszenzerscheinungen in der Netzhaut 138.
Flüsterstimme 437.
Foeten, Halsreflexe bei 619.
*Fontana*sche Räume 43.
*Forel*sche Kreuzung 634.
Formante 440.
Formen, Verschmelzung von 315.
Formensehen 289.
Fovea centralis retinae 49.
— — ihre Farbentüchtigkeit 164.
— — ist von ihr das *Purkinje*sche Phänomen auslösbar? 155.
— — Verhalten bei verschiedener Lichtintensität 150 ff.
*Foville-Flechsig*sches Bündel 569.
Freude 17.
Frostgefühl 510.
Fühlraum 297.
Führungsschwelle 552.
Funiculus cuneatus 568.
— gracilis 568.
Fusionsbewegungen 257.
Fusionsbreite 257.
Fusionszwang 258.

G.

*Gall*sche Lehre 364.
Galvanischer Nystagmus 278.
Ganglion ciliare 97.
— Gasseri, Störungen der Geschmacksempfindungen nach Exstirpation des 477.
— geniculatum laterale 208, 212.
— — mediale 357.
— jugulare 431.
— labyrinthicum 592.
— nervi optici 47.
— nodosum 431.
— spirale 354.
— terminale 451.
— vestibulare 592.
Gefäßhaut des Auges 41.
Gefäßschattenfigur 128.
Gefühle 4.
— ihre Beeinflussung 561.
— Lokalisation von solchen 35.
Gegenfarben 182.
— Theorie der 199.
Gehörgang, äußerer 326.
Gehörknöchelchen 333.
Gehörorgan 324.
Gehörzähne, *Huschke*sche 351.
Gelb-Blau-Blindheit 167.
Gelbblausubstanz 198.
Gemeingefühle 18, 516, 561.
Generelle Schwelle 23.
*Gennari*sche Streifen 215.
Geräusche 379.
— ihr Wesen 392.
Geruch, Intensität 470.
Gerüche, ihre Einteilung 464.
Geruchsempfindungen 446 ff.
— Einteilung 463.
— Lokalisation 34, 462.
Geruchssinn 446 ff.
— Schwellenreiz 468.
— Unterschiedsschwelle 468.
— Reaktionszeit 469.
Geschlechtstrieb 561.
— und Duftstoffe 447.
Geschmacksbahn 476.
Geschmacksempfindungen 471 ff.
— Lokalisation 34.
— durch Reizung der Chorda tympani 8.
Geschmacksgrübchen 473.

Geschmacksknospen 472.
— Bau 474.
— Anzahl 474.
Geschmacksporus 473.
Geschmacksqualitäten 478.
Geschmackssinn 471 ff.
Gesichtsfeld 161.
— binokulares 230.
— überschüssiges 219.
Gesichtsfeldschema 161.
Gesichtslinie 81.
Gesichtsraum, monokularer 232.
— binokularer 232.
Gesichtsschwindel 612.
Gesichtswinkel 74, 135.
Gewichte, Unterscheidungsvermögen von 556.
Gießbeckenknorpel 413.
Glans penis, Fehlen der Warmpunkte 495.
Glanz, stereoskopischer 244.
Glaserspalte 334.
Glaskörper 51, 56.
— seine Zusammensetzung 51.
— Ursache von entoptischen Erscheinungen 93.
Glaukom 56.
Glomeruli des Bulbus olfactorius 451.
Glottis 423.
— respiratoria 423.
— phonatoria 423.
Glukophore Gruppen 482.
Gnosien, musikalische 375.
Gnosis 363.
*Golgi-Mazzoni*sche Körperchen 550.
*Goll*scher Strang 568.
*Gower*sche Bahn 570.
*Gratiolet*sche Strahlung 213.
Grau 182.
Griseum praegeniculatum 212.
Größenschätzung 286.
Größenunterschiede, Abschätzung 288.
Größenverhältnise, Abschätzung 288.
Grünblindheit 166.
Grundton 388.
Gymnema silvestre, Einfluß auf Geschmacksempfindung 480.
Gyrus angularis 226.
— — amnestische Aphasie 368.
— frontalis, Kehlkopfzentrum 428.
— fornicatus, Geschmacksempfindungszentrum im 477.
Gyrus hippocampi, Geruchsempfindung 451.
— — Geschmacksempfindungszentrum im 477.
— praecrucialis *(Owen)* 428.

H.

Haar, Beziehung zu Tastpunkten 539.
Haarzellen des *Corti*schen Organes 352.
— der Maculae staticae 592.
— — Cristae staticae 593.
Habenula 351,
Halbblindheit 210.
Halbvokale 444.
Halluzinationen 14.
— auf dem Gebiete der Lichtempfindungen 225.
Halsreflexe 617.
— tonische 278.
— — Lage der Zentren 632.
Halsstellreflex 626.
— beim Kind 628.
Halsstellreflexe, Lage der Zentren für 633.
Haltungsreflexe 615.
— tonische 278.
Hammer 333.
Hammer-Amboßgelenk 334.
Hammergriff 330.
Handlungen 22.
Harndrang 17.
Hauchen 421.
Hauptachse 66.
Hauptblickpunkt 287.
Hauptbrennebene 68.
Hauptbrennpunkt 68.
Hauptpunkte 70.
Hauptsehrichtung 235.
Hauptstrahlen 66.
*Head*sche Zonen 526.
Heiß, Empfindung 57.
*Held*sche Stützkelche (*Corti*sches Organ) 353.
Helicotrema 347.
Helladaptation 147.
Helligkeit, spezifische 184.
Helligkeitskontrast 170.
Helligkeitsunterschiede von Farben, Feststellung 189.
Hemeralopie 152, 168.
Hemiachromatopsie 218.
Hemianopsie 210.
— homonyme laterale 210.
— bitemporale heteronyme 211.
— nasale heteronyme 211.
— bilaterale 213.
— kombiniert mit Seelenblindheit 226.
Hemmung 7.
— antagonistische 271.
*Hensen*scher Spiralkörper (*Corti*sches Organ) 353.
— Zellen des *Corti*schen Organes 353.
— Wellen 38.
*Heschl*sche Furche 359.
Heterophorie 258.
Hinteres Längsbündel, Beziehungen zu Augenmuskelkernen 276.
Hinterhornrest 503, 566.
Hinterstrangkerne 567.
Hinterwurzelbahnen, lange 567.
Hörbahn, primäre 355.
— sekundäre 355.
— zentrale 357.
Hörschärfe 381 ff.
Hörstrahlung 357.
Hörtheorien 396.
Hörvorgang 378.
Horizontalskotom 215.
Horizontalzellen der Retina 48.
*Horner*scher Muskel 62.
Hornhaut 39.
— Ursache von entoptischen Erscheinungen 93.
Hornhautastigmatismus, Veränderung mit dem Alter 78.
Hornhautbildchen 84, 85, 107.
Hornhautkörperchen 340.
Horopter 245.
Humor aqueus 52, 56.
— — Abfluß 58.
— — Bildung 58.
— — Reaktion 56.
— — Zusammensetzung 56.
— vitreus 56.
Hunger 562.
Hungergefühl 17.
— Lokalisation 35.
*Huschke*sche Gehörzähne 351.
Hustenreflex 432.
Hydroxylion, Einfluß auf Geschmacksempfindung 483.
Hypalgesie 524.
Hyperakusis 382.
Hyperalgesie 524.
Hypergeusie 491.
Hyperopie 119.
— Korrektur 120.
Hyperosmie 466.
Hyperphorie 258.
Hypogeusie 491.
Hypophorie 258.
Hyposmie 466.

I.

Inadäquate Reize 8.
— Reizung des Sehorganes 128.
Incisura Rivini 330, 335.
Indexametropien 117.
Indifferenzbreite 505.
Indifferenztemperatur 505.
Inneres Ohr 344.
Innervation, periphere 572.
— radikuläre 573.
— tonische, der Irismuskulatur 95.
Insekten, Sinnesorgane für Gleichgewicht bei 635.
Instrumente, Klangumfang 390.
Interferenz 392.
Intervall, musikalisches 388.
Intraokularer Druck 55.
Inversion 307.
Iris 41, 42, 77.
— entoptische Beobachtung 91.
— ihre Funktion 95ff.
Irisfortsätze 43.
Irismuskel, direkte Erregbarkeit 98.
Iriswinkel 43.
Irradiation 174.
— Berührungssinn 548.
— Schmerzempfindung 524.
Isthmus der Ohrtrompete 343.

J.

*Jacobsohn*sches Organ 451.
Jucken 534.
— Empfinden von 516.

K.

Kaltnachempfindung 508.
Kaltpunkte 494.
— Verteilung und Anzahl 495ff.
Kammerwasser 52, 56.
— Abfluß 58.
— Bildung 58.
— Reaktion 57.
— Zusammensetzung 56.
Kardinalpunkte des Auges 68, 73.
— eines optischen Systems 68.
Kehlkopf, seine Einrichtungen 413.
— seine Funktionen 410ff.
— künstlicher 435.
Kehlkopfbewegungszentrum 428.
Kehlkopfmuskeln, Funktion der 413ff.
— Innervation der 427ff.
Kehlkopfmuskulatur 411.
Kehlkopfreflexe 432.
Kehlkopfspiegel 422.
Kehlraum 439.
Keratokonus 78.
Kernlinse 73.
— äquivalente 73.
Kinästhetische Empfindungen 555.
— Erregungen 366.
Kinematograph 159, 315.
Kitzel 534, 540.
Klang, Analyse 380.
— Zusammensetzung 380.
Klangempfindung 379.
Klangerscheinungen, sekundäre 390.
Klangfarbe 384.
— nasale 439.
Klangkurve 386.
Klangumfang von Instrumenten 389.
— der menschlichen Singstimme 389.
Kleinhirn, Beziehungen zum Nucleus ruber und zum Thalamus 599.
— Beziehungen zu den Kleinhirnseitenstrangbahnen 579.
— Beziehungen zum N. vestibularis 598.
Kleinhirnbahn, direkte sensorische 598.
— indirekte sensorische 598.
Kleinhirnseitenstrangbahnen 569, 570.
Knall 379.
Kniehöcker, äußeres 208, 212.
— inneres 336.
Knochenleitung, direkte 242.
— indirekte 342.
Knotenpunkte 70.
Kohlensäureassimilation in der Pflanzenwelt 190.
Kokain, Einfluß auf Geschmacksempfindungen 480.
Kombinationsgeruchsempfindungen 467.
Kombinationstöne 391.
Kompensation von Geruchsempfindungen 466.
— von Geschmacksempfindungen 486.
Komplementärfarben 185.
Komplexe Temperaturempfindungen 507.
Konjugierte Punkte 70.
Konjunktiva, Drüsen der 62.
Konkavlinse zur Korrektur der Myopie 119.
Konsonanten 444.
Konstruktion des Strahlenganges 65ff.
Kontraalt 412.
Kontrast, simultaner 168.
— sukzessiver 157.
Kontrasterscheinungen auf dem Gebiete der Geschmacksempfindungen 490.
Kontrastfarbe 170.
Konvergenzwinkel 241.
Kopf, Ruhestellung 597.
Kopfbewegungen beim Sehvorgang 258.
Kopfdrehreflexe 610.
Kopfneigungsreflexe 610.
Kopfnystagmus 604.
Kopfstimme 423.
Körnerschicht, innere, der Fissura calcarina 215.
Körperdrehreflex 611.
Körpereinstellung 318.
Körperneigungsreflex 611.
Körperstellreflex auf die Kopfhaltung 625.
Körperstellreflexe, Lage der Zentren für 633.
Kortiko-retinale Bahnen 223.
Kraftempfindung 555.
Kraftsinn 555.
Kranio-tympanale Leitung 342.
Kratzen 534.
*Krause*sche Endkolben 495.
*Krause*sches Kehlkopfbewegungszentrum 428.
Krebse, Sinnesorgane für Gleichgewicht 635.
Kribbeln 542.
Krümmungsametropie 117.
Krümmungsradius der brechenden Flächen des Auges 73.
Kurzsichtigkeit 117.

L.

Labia vocalia 416.
Labium tympanicum 351.
Labium vestibulare des Limbus spiralis 351.
Labyrinth 345.
— u. Augenstellungen 275.
— Bau 589.
— Funktionen 584 ff.

Labyrinth und Pupille 99.
Labyrinthexstirpation, Folgen 600.
— — beim Menschen 631.
Labyrinthreflexe, tonische 278.
— — Lage der Zentren für 632.
Labyrinthstellreflexe 624.
— Lage der Zentren für 632.
Lageempfindungen 551.
Lagen, Unterschiedsempfindlichkeit für (Auge) 286.
Lagereflexe 615.
Lagewahrnehmungen 551.
Lamina basilaris 41.
— cribrosa sclerae 39.
— elastica anteriori (Bowmani) 40.
— — posterior (Demoursi, Descemeti) 40.
— spiralis membranacea 347, 351.
— — ossea 347.
— — Zona perforata 351.
— supra-chorioidea 41.
— vasculosa 41.
*Landau*scher Reflex 619.
Längsbündel, hinteres 269.
— — Beziehung zu Augenmuskelkernen 276.
Längsdisparate Netzhautstellen 246.
Laryngoskopie 423.
Lateralkerne, *Edinger-Westphal*sche, kleinzellige 97.
— des N. oculomotorius 267.
Laufbewegungen, Einfluß von Reflexen auf 622.
Laugengeschmack 483.
Lautsprache 369.
Lederhaut 39.
Leitungsaphasie 373.
Lemniscus lateralis 357.
Lens crystallina 51.
Lesen 369.
Lesezentrum 227.
Licht und Schatten (Tiefenwahrnehmung) 306.
Lichtarten, antagonistische 199.
Lichtchaos 124.
Lichtenergie 38.
Lichter, farblose 181.
— farbige 181.
Lichtscheu bei total Farbenblinden 165.
Lichtstaub 124.
Lider, ihre Bedeutung 60.
Lidreflex 61.
— akustischer 409.
Lidschlag 61.
Lidschlußkrampf 61.
Lidschlußreflex 61.
Liftreaktion 608.
Ligamentum annulare 337.
— anterius mallei 334.
— crico-arytaenoideum 417, 419.
— crico-thyreoideum medium 416.
— externum mallei 335.
— pectinatum iridis 43.
— posterius 335.
— posterius incudis 335.
— salpingopharyngeum 343.
— spirale 350.
— superius 335.
— vocale 416.
Limbus spiralis 351.
Linearperspektive 306.
Linse 51.
— Ursache von entoptischen Erscheinungen 93.
— Verhältnis bei der Akkommotation 108 ff.
Linsenbildchen 84, 85, 107.
Linsenfasern 51.
Liquidae 444.
*Listing*s Bewegungsgesetz 256.
Lobulus centralis, Phonationszentrum 430.
Lobus anterior cerebelli, Phonationszentrum 430.
Löchersirene 381.
Lokalisation v. Berührungsempfindungen 564 ff.
— von Empfindungen 33.
Lokalisation im Schallraum 405.
— Schmerzsinn 533.
Lokalisationsvermögen bei Geschmacksempfindungen 491.
Lokalisationsvermögen beim Temperatursinn 511.
Lokalzeichen 564.
— Berührungssinn 547.
Longitudinalwellen, fortschreitende 323.
Lues cerebrospinalis, Pupillenreaktion bei 103.
Luftperspektive 302.
— Einfluß auf Größen- und Entfernungsschätzung 309.

M.

Macula lutea 45, 49.
Maculae staticae bzw. acusticae sacculi und utriculi 592.
Maculae staticae, Funktionen 613.
— utriculi 596.
— sacculi 596.
Makromorphe Beschaffenheit 557.
Makropsie 296.
Makrosmatische Tiere 454.
Makula, Aussparung 218.
— kortikale 215.
Makulaproblem 219.
Makuläres Bündel des Sehnerven 208.
Malleus 333.
Manubrium mallei 330.
Margo tympanicus 335.
*Mariotte*scher Versuch vom blinden Fleck 126.
Maß der Brechkraft 75.
Medialkern des N. oculomotorius 267.
Medianstellung der Stimmbänder 434.
Medulla oblongata, Einfluß auf Stimmgebung 430.
Medusen, Statolithenapparate bei 635.
*Meibom*sche Drüsen 62.
*Meißner*sche Körperchen 539.
— Körperchen im Dienste der Regulation des Druckes in der Schädelhöhle 531.
Membrana basilaris der Lamina spiralis membranacea cochleae 351.
— dilatatrix iridis 44.
— hyothyreoidea 413.
— limitans externa 45.
— — interna retinae 47.
— reticularis des *Corti*schen Organes 353.
— tectoria des *Corti*schen Organes 353.
— tympani 329.
— — secundaria 341.
— vestibularis Reissneri 349.
*Ménière*scher Symptomenkomplex 585.
Meridiane des Augapfels 250.
Metakontrast 221.
Metallischer Geschmack 483
Mikromorphe Beschaffenheit 557.
Mikropsie 296.
Miosis, paralytische 99.
Miotica 100.
Mischgeschmäcke 482, 486.
Mischungsgleichungen f. Geschmacksempfindungen 486.

Mischungsgleichungen (Farben) 188.
Mißbehagen 17.
Mitklingen von Saiten 387.
Mitralzellen 450.
Mittelauge 237.
Mittelhirn, Bedeutung für Stehen und Gehen 624.
Mittleres Ohr 329.
Modiolus 346.
Mollusken, Statozysten bei 635.
Monokulare Tiefenwahrnehmung 305.
Monotisches Hören 406.
*Morgagni*scher Ventrikel 422.
*Moro*scher Reflex 619.
Morphin, Einfluß auf Pupille 100.
Mouches volantes 93.
Mücken, fliegende 93.
Müdigkeit 17.
Müller, Johannes, Versuch von 344.
*Müller*sche Muskel (M. orbitalis) 42, 99.
— Stützzellen der Retina 48.
Mundresonanz 441.
Musculi compressores nasi 458.
— levatores alae nasi 458.
Musculus arytaenoideus (transversus u. obliquus) 421.
— ciliaris 42.
— Cramptonianus 42.
— crico-arytaenoideus lateralis (anterior) 420.
— — posticus 416, 420.
— crico-thyreoideus 416.
— dilatator iridis, Funktion 97.
— — pupillae 44.
— genio-hyoideus 416.
— hyo-thyreoideus 416.
— levator palpebrae 61.
— — veli palatini 343.
— obliquus superior 249.
— — inferior 249.
— orbicularis oculi, Innervation 261.
— — palpebrarum 61.
— orbitalis 99.
— rectus internus (medialis) 248.
— — externus (lateralis) 248.
— — superior 245.
— — inferior 248.
— retractor lentis 55.
— retrahens tubae 343.
— salpingo-pharyngeus 343.
Musculus sphincter pupillae 44.
— stapedius 336.
— sternothyreoideus 413.
— tarsalis superior 99.
— tensor chorioideae 42.
— — tympani 336.
— — — Beziehung zum M. tensor veli palatini 337.
— tensor veli palatini 343.
— — — — Beziehung zum M. tensor tympani 337.
— thyreo-arytaenoideus externus 421.
— thyreo-arytaenoideus internus 417.
— thyreo-hyoideus 413.
— vocalis 416.
Musikalische Erinnerungsbilder, Zentrum für 361.
— Wahrnehmungen 408.
Musiktaubheit 361.
Musikverständnis 375.
Musikzentrum, sensorisches 361.
Muskarin, Einfluß auf Pupille 100.
Muskelgeräusche (Augenmuskeln) 272.
Muskelsinn 555.
Muskelspindeln 550.
Muskeltonus und Kleinhirnseitenstrangbahnen 579.
Muskelzuckung, Verlauf 27.
Muskulatur, quergestreifte, Auslösung von Schmerzempfindung von — aus 533.
Mutation der Stimme 412.
Mydriatika 100.
Myopie 117 ff.
— Korrektur 119.

N.

Nachbilddauer, Einfluß auf 176.
Nachbilder, positive und negative 157.
Nachdreherscheinungen 604.
Nachempfindung, Kalt-, 508.
Nachempfindungen, akustische 384.
Nachgeruch 466.
Nachgeschmack 489.
Nachnystagmus 274.
Nachregulierung der Augenstellung 272.
Nachsingen 375.
Nachsprechen 371.
Nachtblindheit 152.
Nahepunkt des Auges 106.
Narkose, allgemeine, Lage der Bulbi bei 60.
Nässe, Empfindung der 510.
Natrium gymnemicum, Einfluß auf Geschmacksempfindung 480.
Nebenkontrast 169.
Nervensystem, spinales 3.
— zerebrales 3.
Nn. ciliares longi 99.
— — — und breves 41.
Nervus abducens 266.
— auricularis internus nervi vagi 339.
— — magnus 570.
— — posterior 329.
— — vagi 329.
— auriculo-temporalis 329.
— cochlearis 354.
— ethmoidalis anterior, Beziehung zu Warmpunkten 500.
— facialis und Lidschlag 61.
— — sekretorische Fasern für Tränendrüsenzellen 62.
— glossopharyngeus, Geschmacksnerv 474.
— — Vermittlung von Berührungsempfindungen 570.
— intermedius 475.
— laryngeus superior 431.
— — inferior medius 431.
— — medius 431.
— lingualis, Geschmacksnerv 474.
— occipitalis major 570.
— — minor 570.
— octavus 590.
— oculomotorius 266.
— — und Lidschlag 61.
— olfactorius, von ihnen aus vermittelte Reflexe 470.
— opticus 49, 207 ff.
— — seine Hüllen 49.
— — zentripetale Bahnen 47.
— — zentrifugale Bahnen 48, 139, 176.
— — und Lidreflex 61.
— sympathicus und Tränensekretion 62.
— terminalis 451.
— trigeminus und Lichtreflex 61.
— — Riechnerv? 456.
— — und Tränensekretion 62.

Nervus trigeminus, Vermittlung von Berührungsempfindungen 570.
— trochlearis 266.
— ulnaris, Reizung 8.
— vagus, Geschmacksnerv 475.
— — Vermittlung von Berührungsempfindungen 570.
— vestibularis, Verlauf 592, 598.
— — kann er Schallempfindungen vermitteln? 591.
— — Beziehung zu Augenstellungen 275.
Netzhaut 44.
— Erregbarkeit 148.
— Erregungsablauf bei Einwirkung von homogenen Reizlicht 188.
— Längsschnitte 246.
— Querschnitte 247.
— verschiedene Farbentüchtigkeit ihrer Anteile 164.
— Veränderungen bei Belichtung 139 ff.
Netzhautbild, Photographie 53.
Netzhautperipherie und Bewegungssehen 311.
Netzhautstellen, disparate 238.
— identische 235.
— korrespondierende 235.
— längsdisparate 246.
— querdisparate 246, 297.
Netzhautströme, oszillierende 146.
Neuroepithel der Retina 45.
— des Auges = Sinnesepithel 124.
— Veränderung bei Belichtung 139.
Neuron 46.
Niedergeschlagenheit 18.
Niesreflex 470.
Nikotin, Einfluß auf Pupille 100.
Normalton 389.
Notenlesen 375.
Notenschreiben 375.
Nucleus ambiguus, Beziehung zu den Kehlkopfmuskeln 431.
— fasciculi solitarii 431.
— radius descendentis vestibularis 598.
— ruber 634.
— — Beziehungen zum Kleinhirn 599.
— tecti 598.
Nucleus trapezoides und Hörbahn 355.
*Nuel*scher Raum (*Corti*scher Raum) 353.
Nullpunkt, physiologischer beim Temperatursinn 507.
Nystagmus 274, 607.
— bei total Farbenblinden 165.
— galvanischer 278.
— kalorischer 277.
— optomotorischer 275.

O.

Oberflächenhyperästhesie 574.
Obertöne 388.
— harmonische und unharmonische 388.
Objektagnosie 226.
Odoriphore Gruppen 460.
Odorivektoren 456.
*Ohm*sches Gesetz 387.
Ohnmacht, Lage der Bulbi bei 60.
Ohr, äußeres 325.
— mittleres 329.
— inneres 344.
Ohrenklingen 408.
Ohrenschmalz 327.
Ohr-Lidschlag-Reflex 329.
Ohrmuschel 325.
Ohrtrompete 329, 342.
Okulomotoriuskern 267.
Okzipitalpunkt 287.
Olfaktie 469.
Olfaktometer 469.
Olive, obere, und Hörbahn 355.
— akzessorische, und Hörbahn 355.
Ophthalmometer 85.
Ophthalmoskop 88.
Optik 5, 38.
— physiologische 65.
Optische Täuschungen 289 ff.
Optischer Stellreflex 627.
Optisches System, zusammengesetztes 68.
Optochemische Reaktionen 193.
Optomotorischer Nystagmus 275.
Ora serrata 41, 48.
Orbicularis ciliaris 42.
Orbikulares Phänomen 103.
Orbita, Gestalt 247.
Organon spirale 352.
Orientierung, konstante, der Augäpfel 256.
— im Raume 318.
Orthophorie 258.
Orthoskopische Linsensysteme 84.
Ortswert 134.
Ostium pharyngeum tubae Eustachii 343.
Oszillierende Netzhautströme 146.
Otogene Reflexe 409.
Otogener Lichtreflex 409.
— Pupillenreflex 409.
— Schreckreflex 409.
Otolithen 593.

P.

Palaemon xiphias u. squilla, Statolithenapparat bei 636.
Papilla nervi optici 48.
Papillae circumvallatae 472.
— folliatae 472.
— fungiformes 472.
Papillo-makuläres Bündel des Sehnerven 49, 208.
Paradoxe Temperaturempfindung 508.
Parageusie 491.
Paragraphie 373.
Paralyse, Pupillenreaktion bei 103.
Paraphasie 368.
Paresemikropsie 296.
Parietallappen und Temperaturempfindungen 504.
— Zentrum für Berührungsempfindung 567.
Parosmie 466.
Pars ciliaris retinae 44.
— flaccida des Trommelfelles 330.
— intercartilaginea der Stimmritze 420.
— interligamentosa der Stimmritze 420.
— iridica retinae 44.
— optica retinae 44.
— palpebralis des M. orbicularis 62.
— tensa des Trommelfelles 330.
Paukenhöhle 329.
Pektoralfremitus 424.
Penicilli olfactorii 451.
Perichorioidealer Lymphraum 39.
Perilymphe 346, 589.
Perimeter 161.
Periost, Auslösung von Schmerzempfindung vom — aus 533.
Perspektivische Verkürzung 302.

*Petit*scher Raum 57.
Pfeffergeschmack 483.
Pfeilerzellen des *Corti*schen Organes 352.
— der Geschmacksknospen 473.
Phänomen, *Argyll-Robertson*sches 103.
— orbikulares 103.
Philologie 413.
Philosophie 19.
Phonationsstellung der Stimmbänder 423.
Phonationszentren 429 ff.
Phonetik 413, 437.
Phonische Vokale 437.
Phosphorsäure, Abspaltung bei Belichtung der Netzhaut 143.
Photoelektrische Reaktion 145.
Physiologische Optik 65.
Physostigmin, Einfluß auf den Akkommodationsmuskel 109.
— Einfluß auf Pupille 100.
Pia, Auslösung von Schmerzempfindungen 531.
— Scheide des N. opticus 49.
Pigmentepithel, Funktion beim Sehvorgang 131.
Pigmentwanderung in der Netzhaut 139.
Pikrotoxin, Einfluß auf Pupillenweite 100.
Pilokarpin, Einfluß auf Pupille 100.
Pinselzellen 451.
Plexus chorioideus, Auslösung von Schmerzempfindungen 531.
— gangliosus ciliaris 42.
Polarisiertes Licht, entoptische Erscheinungen mit 128.
Polsterpfeife 436.
Praxie 364.
Praxien, musikalische 375.
Presbyopie 115.
Primärstellung des Augapfels 253.
Prinzipalmotilität 629.
Processus ciliares 42.
Processus cochleariformis 336.
— lenticularis incudis 333.
— muscularis des Stellknorpels 414.
— vocalis des Stellknorpels 414.
Progressivbewegungen, Einfluß auf Cristae staticae 607.
Projektion, stereographische 288.
Propriozeptive Reize 271, 553.
Protanomalie 166.
Protanopie 166.
Pseudoskope 307.
Psycho-galvanische Reaktion 409.
Psychologie 20.
Psycho-optischer Reflex 258.
Psychophysisches Gesetz von *Fechner* 25.
Pterotrachea, Sinnesorgane für Gleichgewicht 635.
Ptosis, sympathische 99.
Pubertät, Einfluß auf Stimmbandentwicklung 411.
Pulvinar thalami 208.
Punktschwanken 312.
Punktwandern 312.
Pupille 42, 95.
— entoptische Beobachtung 91.
Pupillenfasern 97.
Pupillenreaktion 95.
— konsensuelle 95.
— hemianopische 211.
— Reflexzeit 104.
Pupillenreflex, otogener 409.
— Reflexbahn 97.
Pupillenstarre 102.
— hemianopische 211.
— reflektorische 103.
*Purkinje*sches Bild 160.
*Purkinje*s Gefäßschattenfigur 128.
*Purkinje*sches Phänomen (beim Farbensehen) 155.
Purpur 181.
Purzeltauben 602.

Q.

Querdisparate Stellen der Netzhäute 246, 297.

R.

Rachitis 6.
Raddrehungswinkel 256.
Radiärfasern der Retina 48.
Radikuläre Zonen 573.
Radix labyrinthica 592.
— vestibularis nervi octavi 592.
Randkontrast 171.
Randschein 173.
Raumempfindung (durch den Sehvorgang vermittelt) 205.
Raumschwelle, Berührungssinn 545.
— Schmerzsinn 533.
Raumschwellen beim Temperatursinn 511.
Raumvorstellung 317, 555, 560.
— (optische) 205.
Reaktion der Netzhaut bei Belichtung 143.
Reaktionszeit, Geschmacksempfindung 491.
— Geruchssinn 469.
— Schmerzgefühl 533.
Recurrens 431.
Reduziertes Auge 74.
Reflex, psychooptischer 258.
— tonischer 625.
Reflexbahn für den Pupillenreflex 97.
Reflexe 1.
— bedingte 3.
— vom äußeren Gehörgang auslösbare 329.
— statische 615.
— stato-kinetische 615.
Reflexion von Licht im Auge 84.
Reflexvorgänge 1.
Reflexvorgänge vom N. olfactorius vermittelte 470.
Reflexzeit der Pupillenreaktion 104.
Regenbogenhaut 42.
Regio olfactoria 447.
— respiratoria der Nasenschleimhaut 447.
Reibungslaute 444.
*Reissner*sche Membran 349.
Reiz 5.
Reize, adäquate 8.
— inadäquate 8.
Reizschwelle für Drehempfindung 609.
— — Geschmacksempfindungen 490.
— (Sehvorgang) 149.
— beim Temperatursinn 506.
Reizzuwachs 24.
Resonatoren 331, 387.
Resonatorentheorie des Hörens *(Helmholtz)* 396.
Retina 44.
— corticalis 215.
— Erregbarkeit 148.
— Erregungsablauf bei Einwirkung von homogenem Reizlicht 188.
— verschiedene Farbentüchtigkeit ihrer Anteile 164.
— Veränderungen bei Belichtung 139 ff.

Retino-kortikale Bahnen 223.
Rhodopsin 45.
Richtung, Beurteilung 286.
Richtungslokalisation 405.
Richtungsschwelle, Berührungssinn 547.
Richtungsstrahlen 66.
Riechepithel 448.
Riechfeld 449.
Riechfelder, Wettstreit 467.
Riechpinsel 451.
Riechsphäre, basale 452.
Riechstoffe, Eigenschaften 456.
— und Konstitution 460.
Riechtiere 446.
Riechzellen 448.
Rima glottidis 416.
Rinden-Anosmie 453.
Rindenblindheit 223.
Rindenzentrum, akustisches 357.
Ringknorpel 413.
*Rinne*scher Versuch 342.
Rollung des Auges 255.
Röntgenstrahlen, Einfluß auf Netzhaut 138.
Rotblindheit 166.
Rotgrünblindheit 166.
Rotgrünsubstanz 198.
*Ruffini*sche Körperchen 496.
Ruhestrom der Netzhaut 143.

S.

Sacculus 589.
Sacculusreflex 281.
Salziger Geschmack 482.
Sammellinse, Korrektur der Hyperopie 120.
— Bezeichnung der Brechkraft 75.
Santonin, Einfluß auf Farbenempfindungen 202.
Sättigung der Farben 180.
Sättigungsgefühl 562.
Satzsinnverständnis 368.
Sauer 480.
Säugling, Reflexe beim 619.
Scala tympani 347.
— vestibuli 347.
Schallbildtheorie des Hörens 401.
Schallempfindung, notwendige Energiemenge zur Auslösung einer 381.
Schallempfindungen 323 ff.
Schalleitungsapparat 324.
Schallraum, Lokalisation im 405.
Schallsinn 323 ff.
Schallwellen 324.
— Fortpflanzungsgeschwindigkeit 385.
Scham 17.
Schatten, farbige 170.
— und Licht, Verteilung von (Tiefenwahrnehmung) 306.
Schattenbildung 302.
Schätzung der Entfernung 308.
Schauder 534.
Scheinbewegung der Umgebung (Drehbewegung) 609.
Scheinbewegungen 310, 552.
Scheindrehung des eigenen Körpers 609.
*Scheiner*s Versuch (Nahe- und Fernpunkt) 106.
Schematisches Auge 74.
Scherenfernrohr 302.
Schielen 241.
Schildknorpel 413.
Schlaf, Augenstellung 262.
— Einfluß auf Pupillenweite 102.
— Lage der Bulbi 60.
Schläfenlappen, vordere Querwindung 357.
Schlagschatten 308.
Schleife, laterale 356.
— mediale 567, 568.
Schleifenkern, lateraler 357, 355.
*Schlemm*scher Kanal 42.
Schluckakt und Tubenöffnung 343.
Schmeckstoffe 477.
Schmeckzentrum 477.
Schmerz und Pupillenweite 98.
Schmerzempfindung 514 ff.
Schmerzgefühl 514 ff.
Schmerzreaktionszeit 533.
Schmerzsinn 514 ff.
Schnalzlaute 435.
Schnecke 345.
Schneckenfenster 393.
Schreckreflex, otogener 409.
Schreiben 368.
— spontanes 371.
Schriftsprache 368, 369.
Schwarzempfindung 123.
Schwebungen 390.
Schwebungskurve 391.
Schwelle 22.
— allgemeine 23.
— generelle 23.
— spezielle 23.
— spezifische 23.
Schwellenreiz 22.
Schwellenreiz für das Auge 149.
— für den Berührungssinn 538, 539, 542.
— für den Geruchssinn 468.
— für das Hören 381.
Schwindel, galvanischer 587.
Schwindelerscheinungen 585.
Schwindelgefühl 611.
Schwingungszahl von Schallwellen 385.
Schwirren 539, 542.
Schwüle, Gefühl der 510.
Sclera 39.
Seelen-Anosmie 453.
Seelenblindheit 224.
— und Hemianopsie 226.
Seelenschmerz 534.
Seelentaubheit 358.
Sehbahn 207 ff.
— okzipitale 212.
— sekundäre 212.
Sehen, direktes 162.
— indirektes 162.
Sehfelder, Wettstreit 176.
Sehferne 296, 308.
Sehgelb 143.
Sehgröße 296, 308.
Sehloch 42, 95.
Sehnensinn 555.
Sehnenspindeln 550.
Sehnerv 207 ff.
— Anordnung der einzelnen Faserbündel 207.
Sehnervenpapille, Unmöglichkeit Lichtempfindungen von ihr auszulösen 124.
Sehpurpur 45.
— und Adaptation 191.
— Bedeutung 139, 141.
— physikalische Eigenschaften 141.
Sehraum 297.
Sehrot 45.
Sehschärfe 131.
— des hell- und dunkeladaptierten Auges 160.
— Einfluß von Strychnin auf 202.
— für Bewegungen 310.
Sehsubstanzen 198.
Sehvorgang, Theorie des 189 ff.
Seheiß 143.
Sehwinkel 74, 135.
Sehzentrum, primäres 212.
— kortikales 214.
Seitenwendungswinkel (Blicklinie) 254.
Sekundärstellungen des Augapfels 253.

Semicanalis pro tensore tympani 336.
Sensomotilität 2.
— Folgen der Störung 583.
Septum pellucidum 452.
*Shrapnell*sche Membran 330.
Simultankontrast 169.
— binokularer 177.
— Erklärung auf Grund der Dreifarbentheorie 197.
— beim Temperatursinn 510.
Simultanschwelle, Berührungssinn 545.
Simultanschwellen, Einfluß der Übung auf 546, 579.
— beim Temperatursinn 513.
Singen 375.
Sinn, statischer 627.
Sinne, Einteilung 15.
Sinnesenergie, spezifische 9.
Sinnesphysiologie 1 ff.
— vergleichende 12.
Sinus utricularis superior 594.
— — inferior 594.
Siphonophoren, Statolithenapparate bei 635.
Skotom, zentrales, bei total Farbenblinden 165.
— positives 211.
Skotome 209.
Sopran 412.
Spektralfarben 181.
Spektrum, sichtbares und unsichtbares 137.
Spezielle Schwelle 23.
Spezifische Sinnesenergien 9.
Sphärische Aberration 76.
Spiegelbildchen des Auges 84, 107 ff.
Spina tympanica anterior 330.
— — posterior 330.
Spinales Nervensystem 3.
Spinalganglion 502.
Spindel der Schnecke 346.
Spiralkörper, *Hensen*scher (*Corti*sches Organ) 353.
Spiralplexus des *Corti*schen Organes 354.
Sprachbewegungsvorstellungen 364.
Sprachbildung 410 ff.
Sprache 362.
— Bildung 437 ff.
Sprachexpression 368.
Sprachrezeption 368.
Sprachzentrum, motorisches 363.
Sprachzentrum, sensorisches 361.
Sprechen, Klanghöhe und -umfang 412.
Sprungbereitschaft, Einstellung auf 608.
Stäbchen, Veränderung bei Belichtung 139.
Stäbchenzellen der Netzhaut 45.
Stäbchenzellenapparat 191.
Stapediusreflex 338.
Star 60.
Statische Reflexe 615.
Statischer Sinn 627.
Stato-kinetische Reflexe 615.
Statoconien 593.
Statolithen 593.
— Abschleuderung 604.
— Funktion der 617.
Statolithenapparate bei Wirbellosen 634.
Statolithenmembran 592.
Statozysten 635.
Stechen, Empfindung von 516.
Stehreflexe 615.
Steigbügel 333.
Stellknorpel 413.
Stellreflex, optischer 263, 627.
Stellreflexe 615.
— Lage der Zentren für 632.
Stereoanästhesie 574.
Stereographische Projektion 288.
Stereoskop 301.
Sternschwanken 312.
Stiftzellen der Geschmacksknospen 473.
Stimmband 416.
Stimmbänder, ihre Bewegungsart 435.
— ihre Funktionen 410 ff.
Stimmbandlänge in verschiedenem Alter und bei beiden Geschlechtern 411.
Stimmbildung 410 ff.
Stimme, menschliche, Klangumfang 390.
Stimmgebung 362.
Stimmhafte Vokale 437.
Stimmlage 412.
Stimmlippen 416.
Stimmregister 423.
Stimmritze 416.
— Erweiterung 420.
— Schließung 420.
Stimmritzenveränderung, Mechanismus der 418.
Stimmumfang 412.
Stimmung 17.
Stirnhirn und Sprache 364.
γ-Strahlen 38.
Stratum pigmenti iridis 44.
Streckbereitschaft 622.
Stria olfactoria lateralis 452.
Striae acusticae s. cochleares 355.
— vasculares 350.
Stroboskop 159, 314.
Stroboskopie zur Prüfung der Funktion der Stimmbänder 435.
Stroma iridis 43.
Strychnin, Einfluß auf Sehschärfe 202.
Stuhldrang 17.
Stützkelche der Haarzellen des *Corti*schen Organes 353.
Stützzellen des Geschmacksknospen 473.
— der Retina 48.
Subglottischer Druck 425.
Substantia perforata anterior 452.
Subtraktionsfarben 185.
Sukzessivkontrast, Erklärung auf Grund der Dreifarbentheorie 197.
Sukzessivschwelle, Berührungssinn 547.
— beim Temperatursinn 513.
Sulcus spiralis internus 351.
— tympanicus 330.
Summation von Berührungsreizen 547.
Summationston 391.
Süß (Geschmack) 482.
Symbolagnosie 226.
Syringomyelie, Schmerzempfindung bei 519.

T.

Tabakamblyopie 208.
Tabes dorsalis, Ataxie 581.
— — Pupillenstarre bei 102.
— — Schmerzempfindung bei 519.
*Talbot*scher Satz 158.
Talente 408.
Tanzenten 602.
Tanzmaus 602.
Tapetum 41.
Taschenbänder 422.
Tastempfindung 540, 551.
Tasten 540.
Tastfunktion 556.
Tasthaar 538.
Tastraum 297, 555.

Tastsinn 551.
Tasttäuschungen 578.
Tastwahrnehmungen 551.
Taubstumme, Verhalten beim Drehen, beim Tauchen 586.
Taubstummheit 362.
Täuschungen auf dem Gebiete des Drucksinnes 576.
— — — — der Tastwahrnehmung 576.
— optische 289 ff.
Telestereoskop 302.
Temperatur, Einfluß auf Geschmacksempfindung 491.
Temperaturbahn 501.
Temperaturempfindungen 493 ff.
— Lokalisation 34.
Temperatursinn 493 ff.
*Tenon*sche Kapsel 39, 247.
*Tenon*scher Raum 39.
Tenor 412.
Tenorstimme 441.
Tensoreflex 338.
Tertiärstellungen des Augapfels 254.
Thalamus und Temperatursinn 504.
— — Schmerzsinn 522.
Tiefenwahrnehmung 297 ff.
— Schärfe der 301.
— Bedeutung von Augenbewegungen bei 301.
Tierversuche zum Studium der Sinne 36.
Ton, sein Wesen 380.
Tonbewußtsein 382.
Tonempfindung 379.
— Anklingen 384.
— Abklingen 384.
Tongehör absolutes 382.
Tonische Haltungsreflexe 278.
— Halsreflexe 278.
— — Lage der Zentren 632.
— Labyrinthreflexe 278.
— Lage der Zentren für 631.
Tonhöhe 380.
Toninseln 398.
Tonlücken 398.
Tonstärke 380.
Tonstärken, Unterscheidungsvermögen von 383.
Tonus 614.
Tonwahrnehmung, Umfang der 381.
Trachealzug 414.
Tractus cerebello-nuclearis 598.
Tractus cortico-thalamicus 522.
— nervi optici 208.
— nucleo-cerebellaris 598.
— olfactorius 451.
— rubro-spinalis 634.
— spino-cerebellaris anterior bzw. ventralis 570.
— — — posterior bzw. dorsalis 569.
— — -thalamicus 503, 567.
— trapezoidalis ventralis, intermedius und dorsalis 356.
— vestibulo-spinalis 599.
Tragus, Funktion 326.
Tränenabgabe 62.
— Zentren für 62.
Tränendrüsen 62.
Tränenflüssigkeit, Zusammensetzung und Reaktion 62.
Tränenkanälchen 62.
Tränennasengang 62.
Tränenpunkte 62.
Tränensack 62.
Tränensee 62.
Translationsbewegungen Augäpfel 247.
Trapezkern 357.
Trauer 17.
Triangulärer bzw. dorsaler Kern 598.
Trichromasie 166.
Trichromatisches Sehen 188.
Tritanomalie 166.
Tritanopie 166.
Trochlea 249.
Trochleariskern 266.
Trommelfell 329.
Tuba cartilaginea 343.
— Eustachii 329, 342.
— ossea 343.
Tubenwulst 343.
Tuberculum acusticum 354.
— olfactorium 451.
Tunica vasculosa oculi 41.
Tunicaten, Statozysten bei 635.

U.

Überschwellige Reize 22.
Übersichtigkeit 117.
Ultrarotes Licht, Einwirkung auf Linse 60.
— — Verhalten im Auge 137.
Ultraviolette Strahlen, Wirkung 6.
Ultraviolettes Licht, Verhalten im Auge 137.
Umbo 330.
Umlaute 438.
Umstimmung des Geruchssinnapparates 466.
— des Geschmacksapparates 490.
— im Sehapparat 180.
Unterbewußtsein 21.
Unterbrechungstöne 391.
Unterschiedsschwelle für das Auge 149.
— Berührungssinn 543, 544.
— Geruchssinn 468.
— für Geschmacksempfindungen 490.
— für das Hören 382.
— beim Temperatursinn 506.
Unterschiedsschwellen 24.
Unterschwellige Reize 22.
Unwohlsein, Gefühl des 561.
Urblau 181.
Urgelb 181.
Urgelb-urblausubstanz 198.
Urgrün 181.
Urrot 181.
Urrot-urgrünsubstanz 198.
Utriculus 589.
Utriculus-Macula-Reflex 617.
Utriculusreflex, tonischer 616.

V.

Valenz, physiologische 187.
*Valsalva*scher Versuch 344.
Variationstöne 391.
*Vater-Pacini*sche Körperchen 550.
Vena centralis retinae 50.
Venae ciliares anteriores 42.
— — posteriores breves 42.
Venae vorticosae 42.
Verhüllungsdreieck 183.
Verkürzung, perspektivische 302.
Verschlußlaute 444.
Verschmelzung von Formen 315.
— von Geschmacksqualitäten 486.
Vestibulum 345.
Vibration 539, 542.
*Vicq d'Azyr*scher Streifen 215.
Vierhügel, Beziehung zur Stimmgebung 430.
Vierhügelarm, hinterer 357.
Violettblindheit 166.
Vokale, Bildung 437.
— stimmhafte 437.
— Synthese 443.

Vorbeizeigen 610.
Vordere Vierhügel und Pupillenreflex 97.
Vorhof des inneren Ohres 345.
Vorhoffenster 394.
Vorhofsapparat, Bau 589 ff.

W.

Wahrnehmung 14.
Wahrnehmungen, entoptische 91.
Wahrnehmungszentren 14.
Wärmeschmerz 518.
Warmpunkte 494.
— Verteilung und Anzahl 495 ff.
Wasserstoffion und Empfindung sauer 480.
Webers Regel 25.
*Weber*scher Versuch 328.
Weinen 62.
Weiß-schwarz-substanz 198.
Wellen, stehende 401.
Wellenlänge der Schallwellen 385.
*Wernicke*sches Markfeld 213.
*Wernicke*s Phänomen 211.
*Wernicke*sche Stelle 359.
*Wernicke*sches Zentrum 361.
*Westphal-Edinger*sche Kerne 267.
*Westphal-Pilt*zsche Reaktion 103.
Wettstreit der Riechfelder 467.
— — Sehfelder 176, 244.
Wettstreit der Sehfelder, Beeinflußung der einen Retina durch Vorgänge in der anderen 177.
*Wheatstone*sche Theorie des körperlichen Sehens 300.
Wimpern, Funktion der 63.
Winkel, Beurteilung 286.
Winkelbeschleunigung, Wahrnehmung der 585.
Winkelhebel 335.
Wirbellose, Statolithenapparate bei 634.
Wohlbefinden 17.
— Gefühl des 561.
Wohlbehagen 17.
Wollproben zur Farbensinnprüfung 167.
Wollust 17.
Wollustkörperchen 515.
Wortblindheit 226.
Wortklangbilder, Zentrum für 361.
Wortlautverständnis 368.
Wortsinnverständnis 368.
Wortstummheit 377.
Worttaubheit 377.
Wunderkinder, musikalische 375.
Würmer, Statozysten bei
Wurzel, hintere 502.
Wurzelfasern, kurze 503.
Wurzelfelder 573.
Wurzelzonen 526.

Z.

Zahnradsirene 381.
Zapfen, Veränderung bei Belichtung 139.
Zapfenzellen der Netzhaut 45.
Zapfenzellenapparat, Funktion 191.
Zeiss-Feldstecher 302.
Zentralstrahlen 81.
Zentralwindung, hintere, sensorische Zentren in 504, 567.
Zerebrales Nervensystem 3.
Zerstreuungsbild 81.
Zerstreuungslinse, Bezeichnung der Brechkraft 75.
— zur Korrektur der Myopie 119.
Ziliarkörper 42.
Ziliarmuskel 42.
— Funktion 109.
Ziliarmuskelkontraktion, manifeste und latente 114.
Zitterlaute 445.
Zona pectinata der Basilarmembran der Lamina spiralis membranacea cochleae 351.
— tecta der Lamina spiralis membranacea cochleae 351.
Zonula ciliaris Zinii 44, 51, 77.
Zorn 18.
Zwischenvokale 438.
Zyklopenauge, imaginäres 237.
Zyklophorie 258.
Zylindergläser 78.
Zystein in der Linse 60.

Druckfehlerberichtigung.

Seite 136 sind im zweiten Absatz, Zeile 15 und 16 die Buchstaben *d* und *D* verwechselt. Es muß, wie aus der nachfolgenden Darlegung hervorgeht, heißen: „Ist *D* der Abstand, in dem normaler Weise die Sehprobe erkannt wird und *d* der Abstand für das auf seine Sehschärfe zu prüfende Auge. . . . .“

Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien.

LANE MEDICAL LIBRARY

To avoid fine, this book should be returned on or before the date last stamped below.

DEC -8 1930
JAN -2 1931

F34 Abderhalden, E. 67093
A13 Lehrbuch der
~~v.3~~ ~~Physiologie.~~
~~1926~~

NAME

DATE DUE

Dr. Faber
Carol W. Lyon

NOV 28 1930
DEC 29 1930
JAN - 2 1931